

Elektrophysiologische Untersuchung
des Streckrezeptors am Flügelgelenk
der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Herbert Pabst

aus Ingolstadt/Donau

München 1965

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG, Würzburg

Eingereicht am 24. 5. 65

1. Berichterstatter: Prof. Dr. J. SCHWARTZKOPFF

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 24.11.65

Sonderdruck

aus Z. vergl. Physiologie, Bd. 50, Heft 5, S. 498—541 (1965)

Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ELEKTROPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG
DES STRECKREZEPTORS AM FLÜGELGELENK
DER WANDERHEUSCHRECKE *LOCUSTA MIGRATORIA* * **

Von

HERBERT PABST

Mit 32 Textabbildungen

(Eingegangen am 9. März 1965)



* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

** Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Universität München. Herrn Prof. Dr. J. SCHWARTZKOPFF bin ich für die stets erwiesene Unterstützung und die gewinnbringende Diskussion der Ergebnisse meiner Untersuchung zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Die Versuche wurden zum Teil mit Geräten durchgeführt, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft Herrn Prof. Dr. J. SCHWARTZKOPFF zur Verfügung stellte.

A. Einleitung

Im Gegensatz zu anderen Tiergruppen wurden Streckrezeptoren bei Insekten erst in wenigen Fällen genauer untersucht. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mittels elektrophysiologischer Methoden mit den Eigenschaften von Rezeptoren, die sich bei der Wanderheuschrecke *Locusta* innerhalb des Thoraxraumes befinden, wobei am Gelenk eines jeden Flügels je ein Rezeptor angeordnet ist. Sowohl bestimmte Stellungen als auch Stellungsänderungen des Flügels haben spezifische Reizwirkung auf ihn.

In dieser Arbeit soll die Leistungsfähigkeit des Flügelrezeptors unter wesentlich vielfältigeren Reizbedingungen studiert werden, als beim normalen Flug auftreten. Die Arbeitsweise des mechanorezeptorischen Systems wird durch eine Analyse der Reaktionen des Rezeptors bei Variation der verschiedenen Parameter von Flügelbewegungen untersucht. Die, im Gegensatz zum normalen Flug, hier passiv von außen durchgeführten Flügelbewegungen und somit indirekten Reizungen erlauben es, den Rezeptor völlig ungestört in situ zu belassen, sodaß eine Vielzahl möglicher Störungen vermieden wird.

Außer einer Darstellung der Morphologie dieser Sinnesorgane von GETTRUP (1962) und einer kürzeren eigenen Arbeit über die Eigenschaften der Signalbildung dieser Rezeptoren (PABST und SCHWARTZKOPFF 1962), behandeln die bisher vorliegenden Untersuchungen die Bedeutung der Sinnesinformation der Rezeptoren für die Flugsteuerung, die Koordination der Flugbewegungen und die nervöse Steuerung der Flug-

muskeln (WILSON 1961; WILSON und GETTRUP 1963; GETTRUP 1963b; GETTRUP und WILSON 1964). WILSON und GETTRUP verwenden in allen Untersuchungen *Schistocerca gregaria* als Versuchstier.

In weiterem Zusammenhang mit dem hier angeschnittenen Problem stehen Arbeiten der Autoren FINLAYSON, LOWENSTEIN und SLIFER, welche Streckrezeptoren in der Körpermuskulatur von Schmetterlingen, Acridiern und anderen Insekten beschrieben (FINLAYSON und LOWENSTEIN 1955, 1958; LOWENSTEIN und FINLAYSON 1960; SLIFER und FINLAYSON 1955). Kutikulare Propriozeptoren finden sich gruppenweise im Bereich der Flügelgelenke der Wanderheuschrecke, doch steht eine genauere Bearbeitung dieser Sinnesborsten noch aus (vgl. WEIS-FOGH 1956b; WILSON 1961; GETTRUP und WILSON 1963). Wie die letztgenannten Rezeptoren, sind für die Flugsteuerung der Heuschrecken auch Sinneshaare von Bedeutung, die in 5 paarigen Feldern auf der Stirn angeordnet sind und auf Luftströmung reagieren (WEIS-FOGH 1949, 1956b). GUTHRIE (1964) hat diese Rezeptoren insbesondere morphologisch und neurohistologisch untersucht.

Die eigene sinnesphysiologische Untersuchung der Flügelrezeptoren konnte sich auf die ausführliche Darstellung der Mechanik und Aerodynamik des Fluges der Wanderheuschrecke von WEIS-FOGH und JENSEN stützen (JENSEN 1956; WEIS-FOGH 1956a, 1956b; WEIS-FOGH und JENSEN 1956). Als anatomische Grundlage steht die Untersuchung der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* durch ALBRECHT (1953) zur Verfügung.

B. Methodik

1. Präparation

a) **Versuchstiere.** Als Versuchstiere dienten Heuschrecken der Art *Locusta migratoria migratorioides* aus einer am Zoologischen Institut München seit mehreren Jahren gehaltenen Zucht. Dabei wurden adulte Tiere, teils Männchen, teils Weibchen verwendet. Die Weibchen lassen sich nur vor Heranreifen oder nach Ablage der Eier zum Versuch heranziehen, da die Eifüllung des Abdomens einen die Präparation und die Ableitung von Potentialen störenden Rückstau von Organen in den Thorakalraum verursacht.

Bei sehr feuchter Fütterung (nasses Gras, Salat) ist es zweckmäßig, die Versuchstiere einen Tag hungern zu lassen, um die erhöhte Menge der Hämolymphe zu verringern. Sobald im Winter die natürliche Fütterung mit harten Gräsern nicht mehr möglich war, ließ die Resistenz der Tiere erheblich nach, was sich in einer stark verkürzten Funktionsdauer der Präparate auswirkte.

b) **Lage und Bau der Sinnesorgane.** Das hier untersuchte Sinnesorgan findet sich an der Basis jedes Flügels derart zwischen zwei Skeletteilen eingespannt, daß es bei Aufwärtsbewegung des Flügels gedehnt wird. Zur genaueren Beschreibung seiner Lage wird im folgenden die Terminologie von ALBRECHT (1953) verwendet. Im Metathorax setzt das Organ als ein bindegewebiges Bändchen eine häutige Einsackung der Membran, direkt unterhalb des dritten Axillarskleriten (3Ax), fort (ASR in Abb. 1). Mit seinem anderen Ende ist es am Vorderrand des Metapostnotum (PN3) im Bereich der bogenförmigen Einbuchtung befestigt. Im Mesothorax findet sich die entsprechende Membraneinstülpung caudal vom Hinterende des Subalare (Sa). Der andere Befestigungspunkt des Organs liegt an der Außenkante des zweiten Phragma (2Ph, Abb. 2), d. h. im Gegensatz zum Metathorax nicht direkt unter der Kutikula, sondern innerhalb des thorakalen Raumes.

In beiden Segmenten ist die Membraneinstülpung von außen als kleine Pore erkennbar, in die man z. B. eine feine Borste einführen kann.

Für die Präparation interessiert der Nerv, der die im Organ gebildeten Aktionspotentiale, im folgenden kurz Impulse genannt, zentripetal leitet. Es handelt sich um einen caudalen Seitenast des ersten Nerven des meso- bzw. metathorakalen

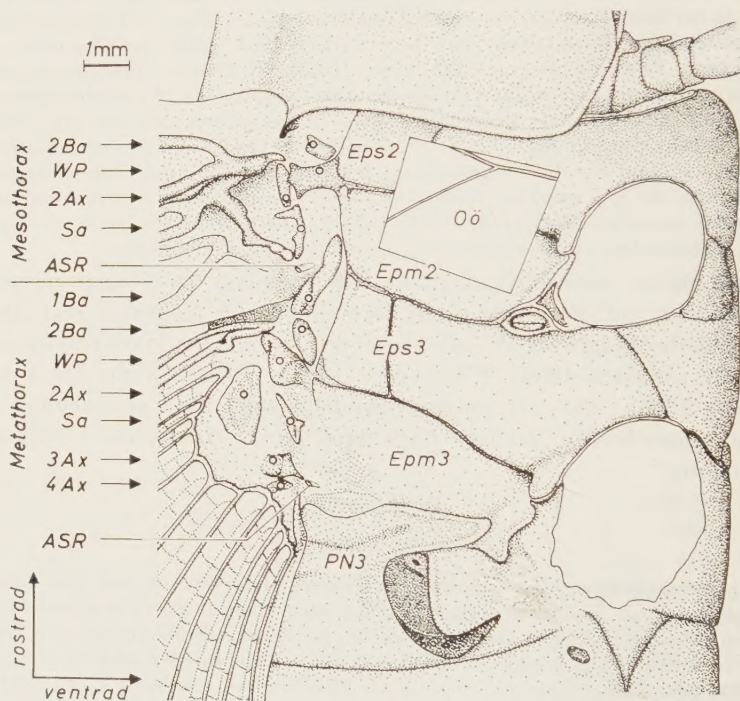


Abb. 1. *Locusta migratoria*, rechte Thoraxseite mit den Flügelgelenken zur Veranschaulichung der Lage der Rezeptoren; Bezeichnungen nach ALBRECHT (1953). ASR Ansatzstelle des Rezeptors; 1 Ax—4 Ax 1. bis 4. Axillarsklerit; 1 Ba, 2 Ba 1. und 2. Basalare; Epm 2, Epm 3 Epimeron des Meso- und Metathorax; Eps 2, Eps 3 Episternum des Meso- und Metathorax; Oo Operationsöffnung; PN 3 Metapostnotum; Sa Subalare; WP Flügelfortsatz des Pleuron (pleural wing process)

Ganglions (2Nv1 bzw. 3Nv1 nach ALBRECHT). In den Untersuchungen von WILSON und GETTRUP wird hierfür die Bezeichnung IBb2 nach EWER (1953, 1954) verwendet. Bei der Vorbereitung dieser Untersuchung waren zunächst die Nervenimpulse in der Nähe des Ganglions entdeckt worden. Das Sinnesorgan ließ sich durch schrittweise Präparation am Nerven entlang auffinden, während gleichzeitig die Impulse beobachtet wurden.

Das Sinnesorgan besteht nach GETTRUP (1962 an *Schistocerca*) aus einem Bindegewebsbändchen, das im Gegensatz zu anderen Streckrezeptoren keine Muskelzellen enthält. In das Bändchen ist eine sensible Ganglienzelle mit mehreren Dendriten eingebettet. Diese Zelle (Durchmesser ca. 50 μ m) ist nicht mit weiteren Hilfsstrukturen verbunden, sie entspricht also im Bau den Streckrezeptoren an den Muskeln der dekapoden Krebse (ALEXANDROWICZ 1951 und weitere Untersucher). Von diesem Organ zweigt ein zweites Band ab, in das mehrere skolopidiale Sinneszellen eingelagert sind. Deren Nervenfortsätze verlaufen im gleichen Bündel, haben

aber nur einen Durchmesser von $2,5\text{--}4\text{ }\mu\text{m}$, im Gegensatz zu der Faser der Streckrezeptorzelle mit ca. $6\text{ }\mu\text{m}$. Daraus erklärt sich die wesentlich geringere Amplitude der an den dünneren Fasern extrazellulär ableitbaren Impulse. Unter den meisten Beobachtungsbedingungen treten solche überhaupt nicht auf. Abb. 3 zeigt die Amplitudenverhältnisse der Impulse des Streckrezeptors und eines der skolopidialen

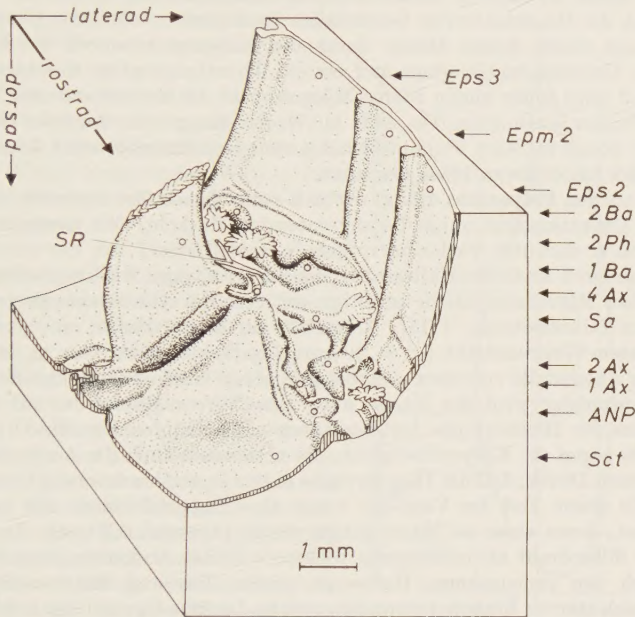


Abb. 2. Rechtes oberes Thoraxviertel von innen, Abkürzungen wie bei Abb. 1. ANP vorderer Notum-Fortsatz (anterior notal process); 2 Ph 2. Phragma; Sct Scutum; SR Streckrezeptor

Rezeptoren. In diesem Fall handelt es sich insofern um eine Ausnahme, als eine skolopidiale Sinneszelle ohne erkennbare Ursache Dauerentladungen bildet.

Im Mesothorax münden um ca. $2,5\text{ mm}$ proximal von der Vereinigung der Streckrezeptor- und der skolopidialen Nervenfasern weitere Fasern in das Bündel ein, die von kutikularen Sinnesborsten im Bereich des Flügelgelenkes stammen. Zumindest bis zu dieser Verzweigung habe ich niemals motorische Fasern gefunden. Im Metathorax vereinigen sich bereits in unmittelbarer Nähe des Streckrezeptors Fasern von Sinneshaaren auf dem Vorderrand des Metapostnotum (PN3) mit dem abführenden Nervenbündel.

In den folgenden Untersuchungen wurden stets die Flügelrezeptoren des Mesothorax als Versuchsobjekt verwendet.

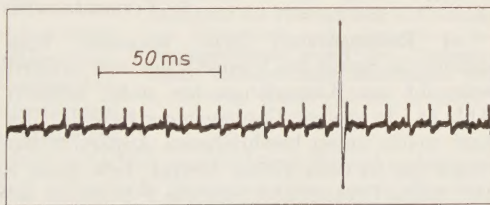


Abb. 3. Daueraktivität einer skolopidialen Sinneszelle, dazwischen ein Impuls des Streckrezeptors; Ableitung vom gemeinsamen Nerv (IBb 2)

c) **Operationstechnik.** Die Versuchstiere werden mit der Bauchseite auf einem Haltestab durch eine Wachs-Kollophonium-Mischung angekittet. Um Austrocknung zu vermeiden und Atmung und Hämolympfbewegung möglichst wenig zu beeinträchtigen, habe ich auf die Amputation von Körperteilen verzichtet. Das Abdomen und alle Gliedmaßen, außer dem zur Reizung verwendeten Flügel, werden durch Festkitten vollkommen bewegungsunfähig gemacht. Hierdurch wird auch die Muskelaktivität beträchtlich herabgesetzt. Zu dem gleichen Zweck werden mit einem feinen Messer durch die Halshaut hindurch die Konnektive zwischen Unterschlundganglion und erstem Thorakalganglion durchtrennt. Anschließend wird unter einem Stereo-Mikroskop in die Seitenwand des Thorax ein kleines Fenster geschnitten (Oö, Abb. 1). Nach Abtragen der darunter befindlichen Teile der dorsoventralen Flugmuskeln bis zum Haupttracheensack kann man den Nerv IBb2 (nach EWER 1954) erkennen.

In manchen Präparaten drängt der sich aufwölbende Tracheensack den Nerven aus dem Operationsfeld unter die angrenzenden Muskeln. Mit einem feinen Häkchen kann er darunter wieder hervorgeholt werden.

Am anderen Ende des Haltestabes, der das Tier trägt, wird ein selbstgebauter, sehr kleiner Mikromanipulator befestigt, mit dem die Ableitelektrode bewegt werden kann (Untersetzung 1:15). Diese ist ein feiner Haken aus elektrolytisch zugespitztem Wolframdraht ($\varnothing$ ca. $30\ \mu\text{m}$). Die Elektrode wird bis in unmittelbare Nähe der Ableitstelle von einer geeignet gebogenen Glaskapillare umhüllt. Mit dem Mikromanipulator wird der Haken unter den Nerven geschoben und dieser vorsichtig aus der Hämolymphe herausgehoben. Ein Tropfen Paraffin-Öl isoliert die Elektrode gegen die Körperflüssigkeit. Er verhindert auch die Austrocknung und durch seinen Druck, daß die Hämolymphe in der Operationshöhle frei nach oben steigt. In einem Teil der Versuche wurde eine Doppelelektrode mit zwei Haken verwendet, deren einer an Masse gelegt wurde (Abstand $0,3\ \text{mm}$). In der Regel wird ein Silberdraht als indifferente Elektrode in das Abdomen gestochen.

Durch den gemeinsamen Haltestab werden Tier und Mikromanipulator zu einer in sich starren Einheit verbunden, welche die freie Beweglichkeit des Objektes auch bei angelegter Elektrode erlaubt. Die genaue Einrichtung des fertigen Präparates in der Reizapparatur erfolgt mit Hilfe einer Kugelgelenk-Halterung.

2. Versuchsaufbau

a) **Reizapparatur.** Beim normalen Flug der Wanderheuschrecke beschreibt die Spitze des Vorderflügels eine ovalartige Figur, deren Längsachse nicht senkrecht zur Körperlängsachse steht, sondern leicht nach hinten geneigt ist (Abb. 4). In meiner Untersuchung habe ich die passiven Flügelbewegungen mit einer weiter unten beschriebenen Apparatur stets so durchgeführt, daß sich der Flügel nur in einer Ebene bewegt, bzw. seine Spitze im Koordinatensystem der Abb. 4 eine Gerade, und zwar die 0° -Ordinate beschreibt. Die von dieser Ordinate und dem Flügelgelenk bestimmte Ebene wird als *Normalebene* bezeichnet. Befindet sich die Flügelspitze im Nullpunkt des Koordinatensystems, so steht der Flügel seitlich abgespreizt, rechtwinklig sowohl zur Körperlängsachse als auch zur Körperhochachse. Aus diesem Schema ergeben sich die im folgenden verwendeten Winkelmaße für die Bezeichnung der Flügelstellungen. Dabei bedeuten negative Winkel, daß der Flügel nach unten, positive Winkel, daß der Flügel nach oben gerichtet ist. Die Ebene der Flügelfläche bleibt stets senkrecht zur Normalebene.

Versuchsaufbau (Abb. 5). Am Ende der Welle (W) ist ein Hebelarm mit einer Öse befestigt, in die der Flügel des Tieres eingehängt wird. Die Welle ist genau auf den Drehpunkt des Flügelgelenkes gerichtet. Der Körper des Tieres ist entsprechend der Schrägneigung des normalen Flügelschlages (Abb. 4) schräg zur Welle

gerichtet. Am anderen Ende der Welle ist eine Drillvorrichtung angebracht (D). Diese besteht aus einem leistungsstarken Lautsprecher (L), dessen Trichter bei Anlegen entsprechender Spannungen Auf- und Abbewegungen beschreibt. In dem Trichter ist ein leichter Stab befestigt, der zwei feine, verstellbare Haken trägt, zwischen die ein Perlonfaden eingespannt ist. Der Faden ist um die Welle (W) geschlungen, so daß bei Auf- und Abbewegung des Lautsprechertrichters über Stab und Drillfaden der Welle eine entsprechende Drehbewegung erteilt wird.

Durch verschieden starke Spannungen kann die Winkelgeschwindigkeit der Welle variiert werden. Die Winkelbeträge können durch eine Winkel-Begrenzung (WB) in 10° -Schritten im Bereich von -90° bis $+90^\circ$ verändert werden.

Zur Justierung des Tieres in der Apparatur und zur visuellen Kontrolle der bewirkten Flügelbewegung dient ein Zelluloidschirm mit eingraviertem Winkelgradnetz (WK), dessen Wölbung der Bahn der Flügelspitze folgt. Die Registrierung der Flügelstellung wird durch eine auf der Welle (W) befestigte Drehblende vorgenommen, die sich zwischen einer Lichtquelle und einer Selenzelle bewegt (RR). Diese Blende ist so geformt, daß die Beleuchtung der Zelle, und damit die auftretende Spannung, genau proportional der Winkelstellung der Welle verläuft.

Die Drillvorrichtung, zusammen mit der geringen Masse der bewegten Teile, gestattet es, beträchtliche Winkelgeschwindigkeiten bis $3^\circ/\text{ms}$ (entspricht 8,3 Umdrehungen/s) über einen großen Bereich (über 90°) zu erzielen, aber auch innerhalb kürzester Zeit abzu-bremsen. Mit dieser Einrichtung können Flügelauslenkungen mit trapezförmigem Zeitverlauf bei steilen An- und Abstiegsflanken untersucht werden. Um kurze, trapezförmige Reizungen zu wiederholen, wird die Spannung für die Lautsprecherspule durch einen motorisch angetriebenen Kontaktgeber ein- und ausgeschaltet. Für sinusförmig verlaufende Bewegungsreize, sowie allgemein für langsamere Reizungen beliebiger Form, wird an die Welle (W) ein anderer Reizgeber angeschlossen (Abb. 5, KS). Ein Hebelarm mit kleiner Laufrolle wird durch Federkraft gegen eine sich drehende Kulissenscheibe (KS) gedrückt. Die Scheibe wird in variablen Geschwindigkeiten motorisch angetrieben (in Abb. 5 nicht dargestellt) und überträgt eine ihrer Form entsprechende Bewegung auf die Welle (W). Die leicht auswechselbaren Kulissenscheiben ermöglichen eine Vielzahl von Reizformen.

b) Ableitung der Nervenimpulse. Das auf der Halterung befestigte Versuchstier befindet sich in einem Faraday-Käfig (in Abb. 5 nicht dargestellt), in den durch eine kleine Öffnung nur der Hebel der Reizapparatur hineinragt, dessen Öse den Flügel faßt. Die von der Elektrode am Nerven abgegriffenen Potentiale werden zum

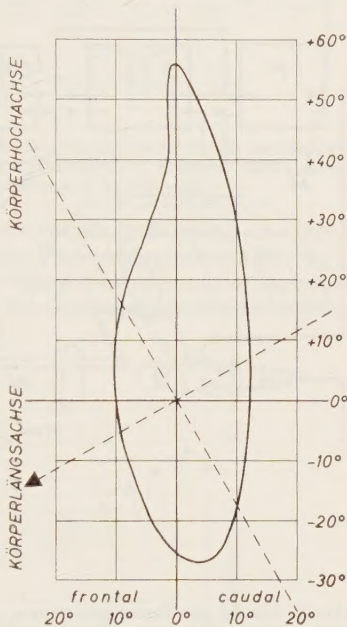


Abb. 4. Bahn der Vorderflügelspitze einer Wanderheuschrecke im Flug (winkeltreue Projektion in eine Ebene; Nullpunkt entspricht der Flügelstellung rechtwinklig zur Körperhoch- und -längsachse; Bewegungsrichtung gegen den Uhrzeigersinn). Verändert nach Abbildungen von JENSEN (1956)

3. Verarbeitung der aufgenommenen Impulse

a) **Registrierung.** Zur photographischen Aufnahme der Schirmbilder wird eine Registrierkamera (Recordine; Tönnies, Freiburg) verwendet (K). Je nach Reizform, Versuchsziel und Reaktionsart des Sinnesorgans werden verschiedene Registrierungsmethoden angewandt.

α) Kurze Reizungen und der Beginn längerer Reizungen werden mit stehenden Einzelbildern aufgenommen, wobei gleichzeitig die Reizregistrierung mit abgebildet wird (Abb. 8A).

β) Um bei kurzen, wiederholten Reizungen die spätere Auswertung zu vereinfachen, werden mehrere Reaktionen bei stehendem Film aufgenommen. Die Registrierungen der einzelnen Reize überlagern sich, während die aufeinanderfolgenden Rezeptorantworten durch langsame Absenkung des Oszillographenstrahles einzeln

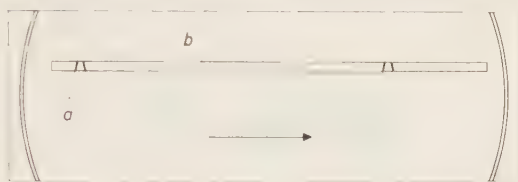


Abb. 6. Abbildung des Oszillographenschirmes für das Punktediagramm-Verfahren. a Strahlbeginn, ausgelöst durch einen Nervenimpuls; b Blendenschlitz

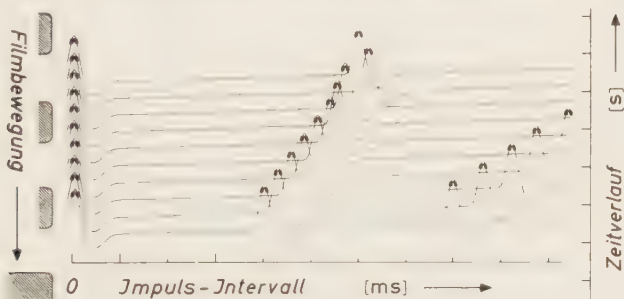


Abb. 7. Schema der Gewinnung eines Punktediagramms. Erläuterungen im Text

untereinander abgebildet werden. Die Absenkung wird durch eine mit den Vertikal-Ablenkelektroden verbundene Ladung eines großen Kondensators ($50 \mu\text{F}$) bewirkt, die sich über einen Widerstand ($100 \text{ k}\Omega$) vermindert (siehe Abb. 21 und 25).

γ) Sollen lückenlose Registrierungen zur Auswertung der Frequenz-Maxima und Minima der Impulse gewonnen werden, so lassen sich die Reaktionen bei stehendem Oszillographenstrahl auf den laufenden Film aufnehmen.

δ) Ein weiteres Verfahren dient dazu, unmittelbar Diagramm-Darstellungen der Impulsintervalle als Funktion der Zeit zu erhalten, ohne den Umweg über einzeln gemessene, verrechnete und zeichnerisch wiedergegebene Zahlenwerte nehmen zu müssen. Das Prinzip ist in Abb. 6 und 7 dargestellt. Bei dieser Methode wird nur ein Oszillographenstrahl verwandt, dessen Horizontal-Ablenkung durch jeweils einen Nervenimpuls ausgelöst wird. Infolgedessen ist zu Beginn jeder Strahlspur ein Impuls auf dem Schirm abgebildet (Abb. 6, a). Die Strahlgeschwindigkeit wird so gewählt, daß bei einem Durchgang 2 bis 4 Impulse auf der Schirmbreite erscheinen. Sodann wird der ganze Schirm bis auf einen schmalen waagrechten Schlitz ($1,5 \text{ mm}$) abgeblendet (Abb. 6, b), durch den jeweils nur punktförmige Ausschnitte aus den Spitzen der Impulse zu sehen sind.

Die Registrierkamera wird um 90° gekippt, sodaß die Filmbewegung rechtwinklig zum Oszillographenstrahl verläuft. Die Geschwindigkeit des kontinuierlich

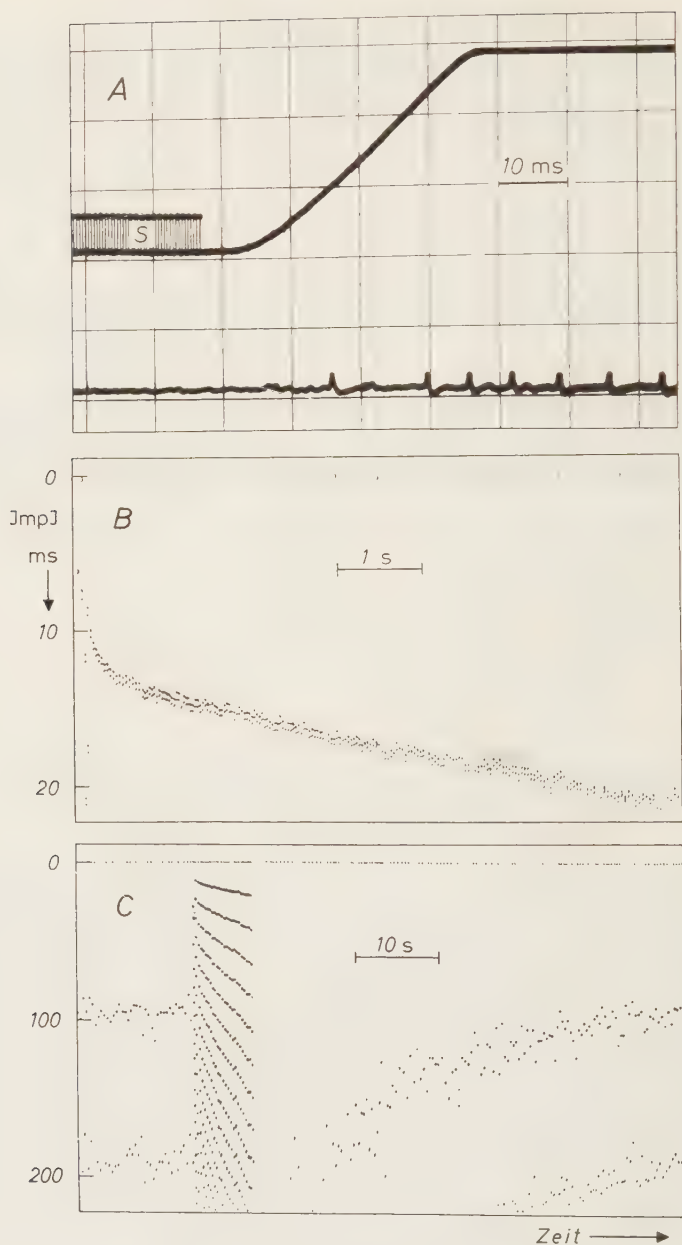


Abb. 8. Drei Registrierungen einer Reaktion des Flügelgelenkrezeptors auf trapezförmige Flügelauslenkung (-30° auf $+30^\circ$, 7 s Dauer). A: Stehendes Einzelbild mit Reizregistrierung und Wechselspannungssignal S; B und C Punktediagramme der Impulsintervalle (Filmgeschwindigkeit 5 bzw. 0,5 mm/s)

transportierten Films wird so eingestellt, daß sich während der Zeit einer Strahlableitung der Film um etwa die Breite des Blendenschlitzes weiterbewegt (0,5 bis 5 mm s). Die Abbildung der „Impuls-Punkte“ der nächstfolgenden Strahlableitung erfolgt knapp über der des vorhergehenden Strahles (Abb. 7). Am Rande des Filmes bilden sich die strahlauslösenden Impulse als gerade Punktreihe ab, während die jeweils folgenden Impulse im Feld des Filmes eine kurvenförmige Punkteschar erzeugen. Die Kurve stellt die Änderung der Impulsabstände als Funktion der Zeit dar (Abb. 7). Hierbei werden die mit großer Genauigkeit photographisch gemessenen Impulsintervalle auch exakt am zugehörigen Ort in der Zeitachse des Reizverlaufs abgebildet.

Das Prinzip beruht also 1. auf der Transformation der Nervenimpulse in Punkte und 2. auf einer Zeitschreibung, bei der die beiden Achsen des Koordinatensystems die Zeit in verschiedenen Größenordnungen wiedergeben. Auch ohne aufwendige Rechenanlagen lassen sich auf diese Weise gewisse Auswertungsoperationen unter beträchtlicher Arbeitersparnis durchführen.

Abb. 8B und 8C zeigen auf diese Weise gewonnene Diagramme mit verschiedenen Einstellungen der Strahl- und Filmgeschwindigkeiten. Gegenüber der ursprünglichen Filmaufnahme sind die Diagramme um 90° gedreht (vgl. Abb. 7). Die Skala der Impulsintervalle wird von oben nach unten abgelesen und hat ihren Nullpunkt bei der Punktreihe der auslösenden Impulse. Die Versuchszeit verläuft von links nach rechts. Bei den in Abb. 8 gezeigten drei Registrierungen handelt es sich um ein und dieselbe Reaktion des Rezeptors auf einen Trapezreiz (7s Dauer). 8A zeigt die unmittelbar als Stehbild (siehe Punkt α dieses Kapitels, S. 505) aufgenommene Reaktion während des Reizanstieges, 8B erfaßt die gesamte Reizdauer, 8C stellt die Rezeptoraktivität vor, während und nach dem Reiz dar (8B und 8C vom Tonband abgespielt).

b) Auswertung. Bei der oben erläuterten Methode werden zunächst Meßpunkte ermittelt, die etwa die Hälfte aller Impulsintervalle aus der gesamten Folge darstellen. Da die Auswahl durch das Triggersystem des Oszillographen erfolgt, ist das entstehende Bild der Streuung objektiv.

Um die große Zahl der gewonnenen Meßpunkte weiter zu verarbeiten, ist ein Verfahren zur zeichnerischen Mittelwertbildung entwickelt worden, das ohne Verlust an Genauigkeit eine weitere Arbeitsvereinfachung bringt. Die Grundlage ist das Punktediagramm eines Versuches oder mehrere gleichartige Diagramme, die aufeinanderprojiziert werden. Die kurvenförmige Punkteschar wird in Zeitklassen unterteilt und deren Werte durch das einfache, in Abb. 9 gezeigte Gerät gemittelt.

Das Gerät besteht aus einem flachen Zeichenlineal (a), einem Anschlag an diesem (b) und einem unter dem Anschlag verschiebbaren, durchsichtigen Gleitsstreifen (c), der zwei den Skalenenden des Lineals entsprechende eingravierte Marken (d, e).

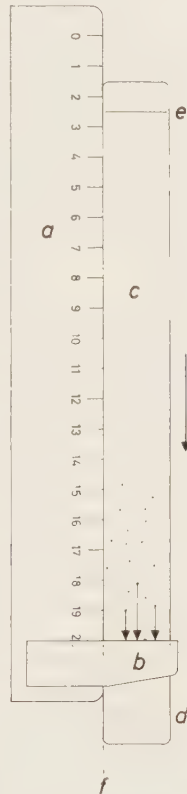


Abb. 9. Auswertegerät für zeichnerische Mittelwertbildung. a Lineal; b mit a verbundener Anschlag; c Gleitsstreifen; d, e eingravierte Marken im Gleitsstreifen; f Zeitklassengrenze

Das Lineal wird an die Begrenzungslinie einer Zeitklasse (f) gelegt, so daß der Anschlag (b) den untersten Meßpunkt berührt (siehe Abb. 9). Die Markierungen des Gleitstreifens decken sich zu Beginn der Auswertung mit den Skalenenden des Lineals. Mit einer Zeichennadel werden die Orte der Punkte nacheinander auf dem Gleitstreifen erfaßt und dieser in entsprechenden Schritten bis zur Berührung der Nadel mit dem Anschlag verschoben. Somit wird der Gleitstreifen um die Summe der Abstände der einzelnen Meßpunkte vom untersten Wert verschoben; durch den Stand der Marke (e) an der Linealskala läßt sich diese Summe ablesen. Der Quotient aus dieser Summe und der Anzahl der Meßpunkte wird in der entgegengesetzten Richtung vom Anschlag aus in die Punktegruppe als arithmetischer Mittelwert eingetragen. Der zahlenmäßige Wert kann bei Bedarf abgelesen und in herkömmlicher Weise weiterverarbeitet werden.

Zur Bestimmung der durchschnittlichen Abweichung wird der Mittelwert als Ausgangspunkt verwendet; die Differenzen der positiv und negativ streuenden Werte werden in entsprechender Weise, aber getrennt addiert. Die Auswertung beider Streuungshälften dient gleichzeitig der Kontrolle der vorherigen Mittelwertbildung, da die Summen der positiven und der negativen Differenzen gleich groß sein müssen.

Der Vorteil dieses Verfahrens liegt neben der großen Beschleunigung des Mittelungsvorganges darin, daß die Umsetzung der einzelnen Meßpunkte in Zahlenwerte umgangen und somit eine wesentliche Fehlerquelle der manuellen Auswertung vermieden wird.

Für die statistische Bearbeitung der Messungen wurden die üblichen Kennwerte berechnet. In einzelnen Abbildungen werden sie angegeben. (Variationsbreite; durchschnittliche Abweichung $e = \frac{\sum A}{n}$; mittlere quadratische Abweichung

$\sigma = \sqrt{\frac{\sum A^2}{n-1}}$; mittlere Abweichung der Mittelwerte $m = \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$. Als statistisch

gegenseinander gesichert werden solche Mittelwerte betrachtet, deren Differenz das Dreifache bzw. das der t -Verteilung entsprechende Vielfache (bei $n < 30$) vom Fehler der Differenz $\sigma_D = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ übertrifft (Sicherungsgrenze bei 0,27%). In einigen Fällen, bei denen die Streubereiche nur geringfügig überlappten, wurde eine verein-

fachte Berechnung durchgeführt. In der Formel $m = \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ wurde σ durch den jeweiligen Extremwert der Streuung ersetzt. Wenn dies eine Sicherung der Mittelwerte gegeneinander ergab, konnte auf weitere Berechnung verzichtet werden.

c) **Darstellung.** Die meisten der im folgenden abgebildeten Kurven sind Darstellungen der Impulsintervalle (ImpI) über der Zeit des Versuches, wobei die Dauer des Intervalls von oben nach unten aufgetragen ist. Hierdurch erscheinen kurze Impulsabstände „oben“ im Diagramm, d. h. sie entsprechen starker Erregung und hoher Impulsfrequenz.

Sofern die Impulsintervalle einzeln ausgemessen wurden (z. B. in Abb. 13 und 29), sind die Werte auf der Zeitachse (Abszisse) jeweils am Ort des nachfolgenden Impulses aufgetragen. Dies trifft auch für die automatisch registrierten Punktediagramme zu.

Im allgemeinen wurden bei Umzeichnungen die Ordinatenwerte logarithmisch aufgetragen, sodaß auch die Impulsfrequenz (Imp/s) in logarithmischem Maßstab direkt (von unten nach oben) abgelesen werden kann. Soweit die Impulsfrequenz nicht „aktuell“ als Kehrwert der einzelnen Impulsintervalle berechnet wurde, ist sie je nach Reaktionsverlauf durch Impulszählungen über verschieden lange Zeitspannen (0,1 bis 10 s) festgestellt worden („mittlere“ Frequenz).

Bei den in den Abbildungen wiedergegebenen Ergebnissen handelt es sich, soweit nichts anderes vermerkt ist, um die Auswertung von Versuchen an einzelnen

Tieren. Hierfür sprach die Überlegung, daß die Reaktionen von Tier zu Tier beträchtlich variieren. Daher kann die Mittelung der Messungen an verschiedenen Tieren die Ergebnisse verschleiern. Qualitativ verhalten sich die Tiere außerordentlich ähnlich. Auch sind die Streuungen der Reaktionen auf gleiche Reize so gering, daß dieses Vorgehen berechtigt ist.

C. Ergebnisse

Unter den beschriebenen Versuchsbedingungen (Temperatur 21 bis 23°C) ist an der Ableitstelle (2—2,5 mm vom Sinnesorgan entfernt) bei *Locusta migratoria* im allgemeinen nur die Faser des Streckrezeptors aktiv. Passive Bewegung des gegenüberliegenden Flügels hat keine Wirkung auf die Aktivität des Rezeptors. Da in dem ca. 50 μ m starken Nervenbündel keine efferenten Fasern enthalten zu sein scheinen, erübrigt sich eine proximale Durchtrennung des Nerven.

1. Verhalten bei konstanten Reizbedingungen

a) **Ruhelage des Flügels.** Bei einer Heuschrecke, deren Flügel in Ruhelage dem Körper angelegt sind, entsteht im Rezeptor eine langsame Impulsfolge (Ruhelagefrequenz). — Ich wende den Ausdruck Spontanfrequenz nicht an, da nicht bekannt ist, ob und bei welcher Lage des Flügels der Rezeptor völlig entspannt ist. — Die Ruhelagefrequenz weist große individuelle Unterschiede auf (Extreme 3 bzw. 15 Imp/s, im Mittel von 18 Tieren 7,6 Imp/s).

Dies steht im Einklang mit der Tatsache, daß die Reaktionen verschiedener Tiere auf gleiche Reize quantitativ stark voneinander abweichen können. Auf diese Variabilität haben Alter der Versuchstiere, Futterbedingungen und Jahreszeit der Untersuchung möglicherweise einen gewissen Einfluß; dieser ist aber nicht ausschlaggebend. Vielmehr nehme ich an, daß von Individuum zu Individuum Unterschiede in der feineren Struktur des Rezeptors und/oder der vom Flügelgelenk auch in der Ruhelage auf den Rezeptor ausgeübten Dehnung eine Rolle spielen.

b) **Dauerauslenkung des Flügels.** Bringt man den Flügel aus der Ruhelage in die Normalebene nach vorne (siehe Abb. 4), so schnellte er im allgemeinen infolge der Elastizität des Gelenkmechanismus wieder in die Ruhelage zurück. Er kann aber auch eine zweite stabile Lage einnehmen, bei der die Flügelspitze abwärts (ca. —20° bis —30°) gerichtet wird. Dies entspricht etwa der unteren Grenzlage bei normaler Flugbewegung. In der —30°-Lage variieren die Impulsfrequenzen zwischen den Tieren ebenfalls außerordentlich (7 Imp/s bis 19 Imp/s; Mittel aus 400 Werten von 8 Tieren: 9,8 Imp/s). Diese Lage weist die niedrigste Dauerfrequenz auf, die bei Stellungen des Flügels in der Normalebene, innerhalb des natürlichen Winkelbereiches beobachtet wird. Die —30°-Lage hat für einen großen Teil der weiteren Versuche als Ausgangslage gedient.

Dauerreizungen durch sehr hohe Lagen des Flügels sind für den Rezeptor unphysiologisch. Unter natürlichen Bedingungen segeln Wanderheuschrecken gelegentlich mit unbewegt ausgebreiteten Flügeln (WILSON, THORSON mündl. Mitt.). Diese Haltung entspricht einer Dauerauslenkung von höchstens +20°.

Wird der Flügel passiv in eine bestimmte Höhenlage gebracht, so währt es je nach dem Betrag der Auslenkung eine bis mehrere Minuten, bis sich ein annähernd gleichbleibendes Erregungsniveau (Imp/s) eingestellt hat. Die Frequenz des Erregungsplateaus hängt innerhalb der hier verwendeten Reize von der Höhe der Auslenkung ab. Die Impulsfrequenzen der Erregungsplateaus bei Dauerreizung liegen für den großen Bereich der Auslenkwinkel (-30^0 bis $+60^0$) zwischen 10 und 20 Imp/s, d. h. die Unterschiede sind hierbei sehr gering. Im Vergleich dazu ist die interindividuelle Streuung beachtlich.

Da derartige Dauerreize, besonders in höheren Lagen, für den Rezeptor eine absolut unphysiologische Beanspruchung bedeuten, und die Erholung von dieser, soweit sie überhaupt vollständig erreicht wird, unverhältnismäßig lange dauert, konnten die Reizungen nicht genügend oft wiederholt werden, sodaß die gemachten Angaben nur qualitativ gewertet werden können.

2. Verhalten bei Flügelauslenkung mit trapezförmigem Zeitverlauf

Als Trapezreiz werden hier alle Auslenkungen bezeichnet, bei denen der Flügel von einer bestimmten Ausgangslage (z. B. -30^0) mit meßbarer Geschwindigkeit in eine höhere (Ziel-)Lage gebracht wird, von der er nach Ablauf einer begrenzten Zeit wieder in die Ausgangslage zurückgeführt wird. — Die Bezeichnung „Rechteckreiz“ ist genau genommen nur dann anwendbar, wenn die Dauer des Reizanstieges eindeutig kürzer als die Zeitkonstante des Sinnesorgans ist. — Verschiedene Parameter des Trapezreizes habe ich variiert und anhand der Antworten des Rezeptors dessen Eigenschaften untersucht.

Ein Trapezreiz mit steiler Anstiegsflanke (z. B. $3^0/\text{ms}$) ruft folgende Reaktion hervor: Zu Beginn des Reizes wird eine Erregungsspitze ausgebildet, in der das kürzeste Impulsintervall (Spitzenintervall) den Wert von 1,5 ms erreichen kann (aktuelle Frequenz 670 Imp/s). Unmittelbar nach Erreichen des Frequenz-Maximum sinkt die Erregung bei konstantem Reiz steil ab.

Während des Plateaus eines Trapezreizes ändert sich die Erregung des Rezeptors in zwei gut unterscheidbaren Abschnitten. Die erste (steile) Phase dauert 100—200 ms, in ihr nimmt die Erregung sehr rasch ab. In der zweiten Phase, die bei schwächeren Reizen 0,5—1 min, bei starken 1,5—3 min dauert, verringert sich die Erregung wesentlich langsamer. Nach dieser Zeit ist ein annähernd gleichbleibendes Erregungsniveau erreicht (siehe oben).

Die Geschwindigkeit des Erregungsabfalles wird als konstant bezeichnet, wenn der Logarithmus der Impl einfach proportional zur Zeit zunimmt. D. h. die Impl nehmen pro Zeiteinheit um einen konstanten Faktor an Dauer zu, die Imp/s um denselben Faktor ab. Bei logarithmischer Auftragung der Impl (gegen eine lineare Zeitskala) erscheint diese Form des Erregungsabfalles als Gerade. Nimmt dagegen die Dauer der Impl mit der Zeit um konstante Beträge zu, so entspricht das einer exponentiellen Verlangsamung des Erregungsabfalles. Dies ergibt bei linearer Auftragung der Impl eine Gerade. Die erläuterten Formen des Erregungsabfalles (mit konstanter bzw. exponentiell verzögerter Geschwindigkeit) kennzeichnen den Bereich der in der zweiten Phase beobachteten Erregungsverläufe.

Die Abfallgeschwindigkeit der Erregung wird stark vom Zustand des Präparates und der vorhergehenden Beanspruchung beeinflusst. Bei schon länger und bei stark gereizten Präparaten ist die Geschwindigkeit



Abb. 10. Mittelwerte der Impulsintervalle und der Impulsfrequenz des Flügelgelenkrezeptors während des Plateaus eines Trapezreizes. Die Kurve der Impulsintervalle zeigt die Phasen des Erregungsabfalles.
○ Impulsintervalle, linke Ordinate, linear geteilt; ● Impulsfrequenz, rechte Ordinate, linear geteilt;
⊙ erster und letzter Punkt beiden Kurven gemeinsam

des Erregungsabfalles konstant (oder sie nimmt sogar etwas zu). Verzögerung des Abfalles findet sich vorwiegend an frischen Präparaten und bei schwächeren Reizen. Sie scheint daher das physiologisch Normale zu sein.

Abb. 8B zeigt als Originalregistrierung eine Rezeptorreaktion auf einen steilen Trapezreiz. Erfasst ist die erste Phase des Erregungsabfalles, die zweite ist bei Reizende abgebrochen. In Abb. 10, bei einem anderen Versuch, ist auch die zweite Phase ganz dargestellt. Hier ist diese nach 80s beendet; die Erregung erreicht ein ungefähr

gleichbleibendes Niveau. In Abb. 8 wie 10 wird der Erregungsabfall nahezu exponentiell verzögert (ImpI auf einer Geraden).

Die in Abb. 10 neben der Impulsintervall-Kurve (o) ebenfalls mit linearer Ordinate (rechts) aufgetragene Impulsfrequenz-Kurve (●) zeigt, daß diese Art der Darstellung des Erregungsverlaufes (Imp/s, linear) nicht geeignet ist für eine Beurteilung des Verlaufs der Erregung. Die Hyperbelform der Frequenz läßt die in der Intervall-Kurve sichtbaren Abschnitte der Erregungsänderung nicht erkennen.

Da in der Regel in diesen und auch in anderen Untersuchungen ein im mathematischen Sinne konstantes Erregungsniveau nicht erreicht wird, ist ein Minimalwert der Geschwindigkeit der Erregungsänderung zu definieren, nach dessen Erreichen die Erregung als konstant bezeichnet wird. FLOREY (1956) setzt diesen Minimalwert für den Streckrezeptor des Krebses auf 0,25%/s fest.

Nach Untersuchungen von BURKHARDT (1959) ist dieser Wert für den besonders langsamen Erregungsabfall beim Krebsrezeptor zu hoch. Auf den Heuschreckenrezeptor scheint die Definition FLOREYS aber anwendbar zu sein. Ich habe diese Frage hier nicht weiter untersucht.

Wird am Ende des Trapezreizes der Flügel schnell in die Ausgangslage zurückgeführt, so bricht die Impulsbildung sofort ab. Es tritt eine Ruheperiode ein, deren Dauer von der Ziellage, der wieder erreichten Ausgangslage (bzw. einer anderen jetzt eingenommenen Flügelstellung) und besonders von der Dauer des vorhergehenden Reizes abhängt. Diese Pause kann von weniger als 0,1 s bis zu einigen Minuten betragen. Nach einer extremen Auslenkung von -30° auf $+60^\circ$ und 2 min Dauer währt sie z. B. 2 min.

Bei ganz starker Überdehnung des Rezeptors, wie sie z. B. durch Unvorsichtigkeit beim Freipräparieren verursacht werden kann, genügt schon ein „Reiz“ von unter 1 s Dauer, um eine Ruheperiode von bis zu 10 min zu erzeugen. In diesem Fall ist die Ruheperiode wohl als Zeichen einer reversiblen Schädigung des Rezeptors zu betrachten.

Die Wiederaufnahme der Rezeptortätigkeit nach der Pause (Erregungswiederkehr) vollzieht sich mit einer gewissen Regelmäßigkeit und ist in ihren quantitativen Eigenschaften ebenso wie die Pause von den obengenannten Reizparametern abhängig. Auf den ersten Impuls nach der Pause folgt eine begrenzte Anzahl von Impulsen (1—4), deren Intervall sehr rasch abnimmt. Dieser erste Abschnitt kann zwischen 0,2 und 10 s dauern. Da die nummehr eingenommene Lage des Flügels das später erreichte Erregungsniveau bestimmt, hängt auch die Steilheit und die Dauer der Erregungswiederkehr besonders von der Flügellage ab; daneben wirkt der vorangehende Reiz nach. Ein Zusammenhang von Steilheit und Dauer ist insofern nicht selbstverständlich, als die Zahl und die mittlere Frequenz der Impulse variiert.

Der anschließende zweite Abschnitt der Erregungswiederkehr ist wesentlich länger (einige Sekunden bis mehrere Minuten), in ihm erreicht die Impulsfrequenz asymptotisch den der Ausgangslage entsprechenden Wert.

Der steile erste Abschnitt wird durch die verschiedenen Versuche der Abb. 17 veranschaulicht, die auch den zweiten Abschnitt wiedergibt. Die Originalregistrierung der Abb. 8C läßt dagegen nur den zweiten Abschnitt erkennen. Hier tritt nach einem Trapezreiz von 7 s Dauer zunächst eine Ruheperiode von 1 s auf. Bis zum Erreichen des vorhergehenden Erregungsniveaus verstreichen etwa 50 s. Diese Abbildung veranschaulicht insbesondere die Variationsbreite der ImpI während der Erregungswiederkehr.

Zu Beginn der Erregungswiederkehr ist die Variationsbreite der ImpI beträchtlich. Wird eine Mittelwertskurve der ImpI zugrunde gelegt, was im ersten Abschnitt wegen der geringen Impulszahl hypothetisch bleibt, so würde der Variationsbereich hier etwa $\pm 50\%$ betragen. Im weiteren Verlauf der Erregungswiederkehr nimmt dieser stetig ab und hat zu Ende des zweiten Abschnittes einen Wert von maximal $\pm 25\%$. Auch die Variationsbreite der ImpI in beiden Abschnitten der Erregungswiederkehr ist von den oben genannten Parametern des vorangehenden Reizes (Ausgangslage, Ziellage, Dauer) abhängig. Z. B. kann die Variationsbreite nach einem kurzen („schwachen“) Reiz $\pm 25\%$ bzw. $\pm 10\%$ betragen.

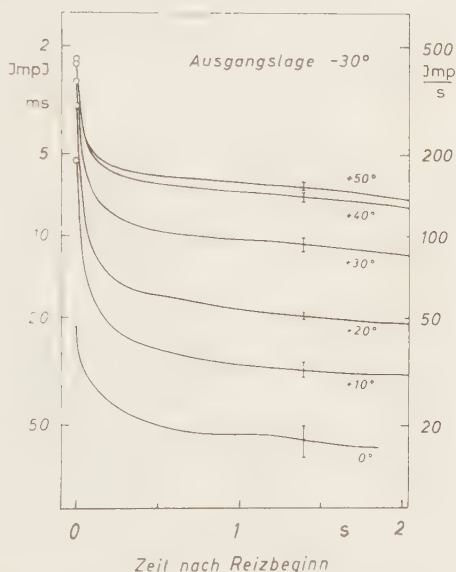


Abb. 11. Reaktionen auf Trapezreize mit verschiedenen Ziellagen. Ausgangslage -30° ; ○ Spitzenintervall; I Variationsbereich. Kurven aus 3–4 Einzelreaktionen gemittelt

a) Erregung bei Variation der Ziellage. In dieser Versuchsserie wird der Rezeptor dadurch gereizt, daß der Flügel von einer konstanten Ausgangslage (meist -30°) mit großer Geschwindigkeit in verschieden hohe Ziellagen gebracht wird. Die Erregungsgröße des Rezeptors ist sowohl hinsichtlich der initialen Spitze, als auch des Verlaufs ihrer Abnahme abhängig von der Ziellage (bei sonst konstanten Reizparametern). Die Werte der Erregungsspitze nehmen jedoch nicht direkt proportional mit der Höhe der Flügelauslenkung zu. Mit ansteigender Auslenkhöhe wird insbesondere im höheren Bereich die Verkürzung der Spitzenintervalle immer geringer.

In der ersten Phase ist der Umfang des Erregungsabfalles bei Auslenkungen zu mittleren Ziellagen (z. B. von -30° auf $+10^\circ$ oder $+20^\circ$) immer größer als bei Auslenkungen von sehr geringer oder sehr großer

Amplitude (Abb. 11). Wird der Erregungsabfall der zweiten Phase bei verschiedenen Reizamplituden verglichen, so ergeben sich zwar verschiedene Erregungsniveaus, aber annähernd gleiche Abfallgeschwindigkeiten, zumindest zu Beginn der zweiten Phase (Abb. 11). Bei halblogarithmischer Darstellung verlaufen die Impl-Kurven parallel.

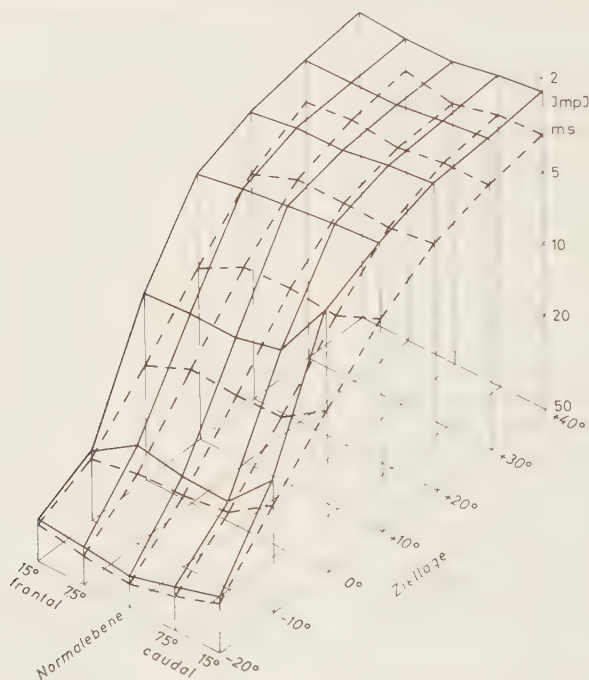


Abb. 12. Dreidimensionale Darstellung der Impulsintervalle als Funktion von Ebene und Ziellage der Flügelauslenkung. Obere Fläche (durchgezogene Verbindungslinien) = Werte der Spitzenintervalle; untere Fläche (unterbrochene Verbindungslinien) = Werte der über die ersten 400 ms der Reaktion gemittelten Impulsintervalle. Mittelung aus je ca. 9 Messungen. Nähere Angaben im Text

Im weiteren Verlauf der zweiten Phase kann bei den Reaktionen auf hohe Ziellagen der Abfall der Erregung etwas steiler werden. Auf diese Weise konvergieren die Impl-Kurven bis zum Erreichen der jeweiligen konstanten Niveaus, zwischen denen, wie oben beschrieben, nur ein relativ geringer Unterschied erhalten bleibt.

Die Frage, ob es zulässig ist, die Reaktionen in der Normalebene (siehe Abb. 4) als repräsentativ für den Verlauf der Erregung auf Auslenkungen in anderen Ebenen zu betrachten, wurde durch die in Abb. 12 dargestellte Versuchsreihe beantwortet. Hier ist der Versuch der Abb. 11 in 5 verschiedenen Ebenen wiederholt worden.

Da keine ins Gewicht fallenden Unterschiede zwischen den Reaktionen in den verschiedenen Ebenen auftreten, ist zu schließen, daß alle

für die Flügelbewegungen im natürlichen Bewegungsbereich wesentlichen Informationen erhalten werden, obwohl sich meine sonstigen Versuche auf die Normalebene beschränken.

In den Mittelwerten der unteren (strichlierten) Fläche der Abb. 12 sind das Spitzenintervall, die Impl der ersten Abfallphase und die des Beginns der zweiten Phase enthalten. Trotzdem drückt sich auch hier in einem Auseinanderweichen der zwei Flächen im Bereich der Ziellagen 0° bis $+20^{\circ}$ aus, daß der Umfang des Erregungsabfalles der ersten Phase bei diesen (mittleren) Ziellagen größer ist als bei den tieferen oder höheren Lagen (siehe S. 513).

b) **Erregung bei Variation von Ausgangslage und Ziellage.** Während bisher die Auslenkungen des Flügels von einer festen Ausgangslage ausgehend untersucht wurden, betrachten wir nun die Wirkung von Trapezreizen innerhalb der Normalebene bei wechselnden Ausgangs- (und Ziel-)Lagen.

Der Einfluß der Ausgangslage auf die Stärke der Erregung zeigt sich darin, daß bei Trapezreizen mit gleicher Ziellage der gesamte Ablauf der Erregung auf einem umso höheren Niveau liegt, je niedriger die Ausgangslage ist. In Abb. 13 wird zunächst der Versuch von Abb. 11 mit starker Zeitdehnung an einem anderen Tier wiederholt. Aufgetragen sind die Impl der ersten (steilen) Abfallphase bei konstanter Ausgangslage und wechselnder Ziellage. Hiermit ist zu vergleichen die Abb. 14, in der die Ziellage konstant gehalten, die Ausgangslage jedoch variiert wurde. In beiden Versuchsgruppen sind gleich große Winkelbeträge der Flügelauslenkung wirksam.

In Abb. 13 und 14 zeigt der erste, isoliert aufgetragene Punkt jeder Kurve den Zeitpunkt des Auftretens des ersten Impulses nach Reizbeginn an. Der Ordinatenwert hierfür ist willkürlich auf die Höhe des Wertes des zugehörigen ersten Impl gesetzt. In Abb. 13 sind bei diesen Punkten außerdem die durchschnittlichen Abweichungen der Einzelwerte (in Abszissenrichtung) angegeben. Jeder Kurve in beiden Abb. liegen 10–18 Einzelversuche zugrunde.

Unter den Bedingungen der Abb. 13 ist bei der geringsten Auslenkung (-30° auf -20°) die beobachtete Erregungszunahme des Rezeptors so gering, daß sich keine zusammenhängende Kurve (innerhalb der 60 ms der Darstellung) ermitteln läßt. Hier wurden nur die Zeitpunkte der ersten Impulse nach Reizbeginn (10 Einzelversuche), sowie ihr Mittelwert und ihre mittlere Abweichung angegeben.

In Abb. 14 konnte aus methodischen Gründen nicht der (hier ungenau definierbare) Reizbeginn zum Bezugspunkt der Zeitachse genommen werden, sondern es wurden in jeder Reihe der erste nach Reizbeginn auftretende Impuls als Nullpunkt gewählt. Die dadurch gegenüber Abb. 13 bedingte relative Verschiebung der zeitlichen Zuordnung der einzelnen Kurven kann vernachlässigt werden, wie ein Vergleich mit den oberen Kurven der Abb. 13 zeigt, bei denen das Auftreten des ersten Impulses praktisch zur gleichen Zeit erfolgt. Sämtliche Versuchsreihen der Abb. 14 fallen in einen Bereich der Erregung, der diesem Teil der Abb. 13 entspricht.

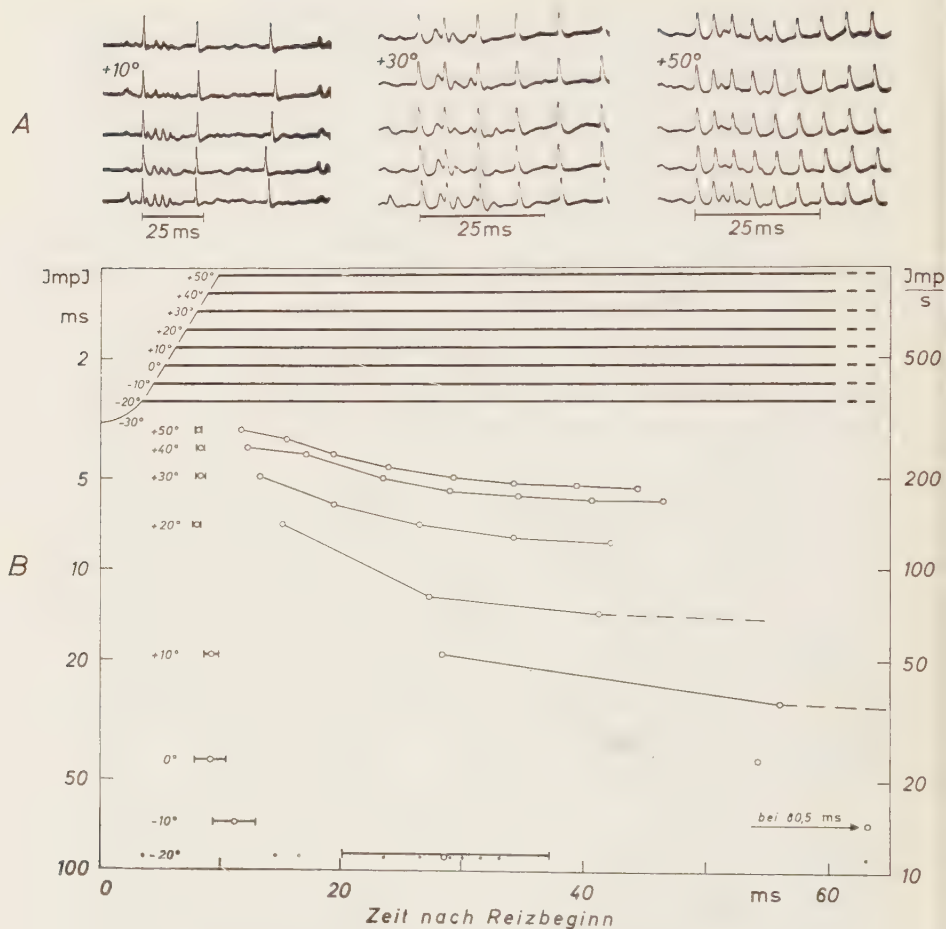


Abb. 13. Verhalten des Rezeptors bei Trapezreizen mit verschiedenen Ziellagen (-20° bis $+50^\circ$) und gleicher Ausgangslage (-30°). A: Registrierbeispiele; B: Impulsintervall-Kurven mit Registrierung der Flügelage (Oberteil). Kurven aus je 10–18 Einzelreaktionen gemittelt. Weitere Angaben im Text

Die jeweils oberste Reaktionskurve der Abb. 13 und 14 ist identisch (Auslenkungen von -30° auf $+50^\circ$). Die nach unten anschließenden Kurven in beiden Abbildungen sind unter zunehmend verschiedenen Reizbedingungen entstanden. Den jeweils untersten Versuchsreihen liegen zwar die gleichen Auslenkungsbeträge (10°) zugrunde, doch handelt es sich in Abb. 13 um einen Reizsprung von -30° auf -20° , d. h. im untersten Bereich der Flügelbewegung, bei Abb. 14 von $+40^\circ$ auf $+50^\circ$, d. h. im obersten Bereich. Der sehr viel höhere Erregungszustand im letzten Fall, sowohl was das Spitzenintervall als auch was den Ver-

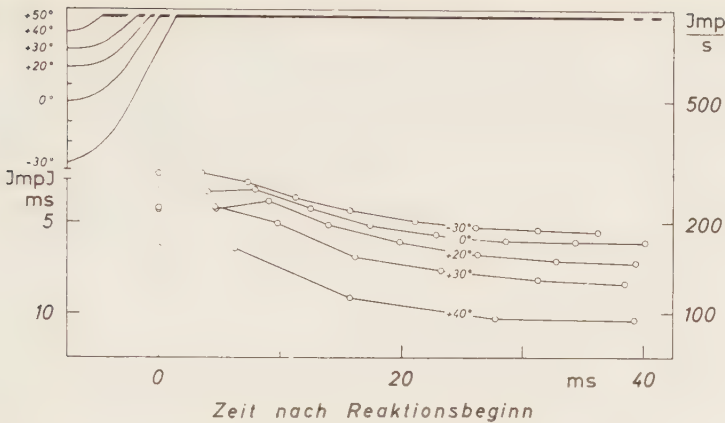


Abb. 14. Verhalten des Rezeptors bei Trapezreizen mit verschiedenen Ausgangslagen (-30° bis $+40^\circ$) und gleicher Ziellage ($+50^\circ$). Oben: Registrierung der Flügelgelle. Kurven aus je 10–18 Einzelreaktionen gemittelt

lauf der ersten Abfallphase anbelangt, stimmt mit den weiter oben erhobenen Befunden überein (Abb. 11 und 12). In Annäherung stimmt der Erregungsverlauf nach Auslenkungen von $+40^\circ$ auf $+50^\circ$ überein mit dem nach Auslenkung von -30° auf $+20^\circ$ (Abb. 14 bzw. 13).

Eine genauere Darstellung der Beziehung zwischen der Erregung und Reizen, bei denen sowohl die Ausgangslage als auch die Ziellage verändert werden und somit wechselnde Auslenkungssprünge im ganzen Bewegungsbereich wirksam sind, ist in Abb. 15 für das Spitzenintervall durchgeführt worden. Aus der relativen Lage der Kurven läßt sich ablesen, durch welche Änderung der Ziel-lage eine vorgegebene Änderung der Ausgangslage kompensiert werden kann. Hierbei ergibt sich kein einfacher Übersetzungsfaktor, der in allen Bereichen der Flügelbewegung

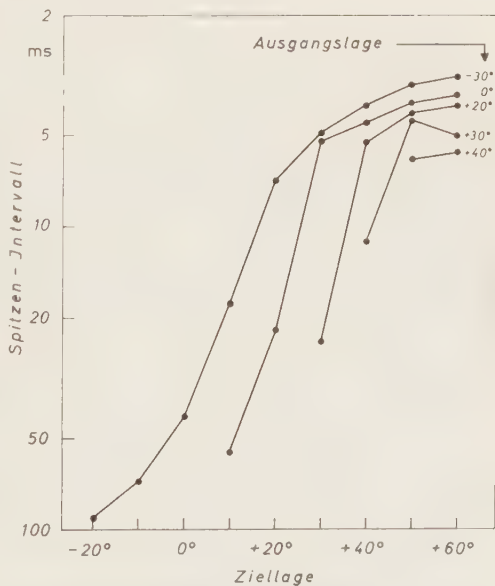


Abb. 15. Spitzenintervalle in Abhängigkeit von Ausgangs- und Ziellage des Trapezreizes. Punkte gemittelt aus 10–25 Einzelwerten

diese Beziehung beschreiben würde. In grober Näherung gilt, daß für je 10° Erhöhung der Ausgangslage der Reizsprung um $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{8}$ verkleinert werden kann, um ein gleich langes Spitzenintervall zu erzeugen.

c) Erregung bei Variation der Flankensteilheit. α) *Anstiegsflanke*. Der Einfluß der Geschwindigkeit der Verlagerung des Flügels auf die Ausbildung der Erregung wird bei meiner Versuchsanordnung dadurch

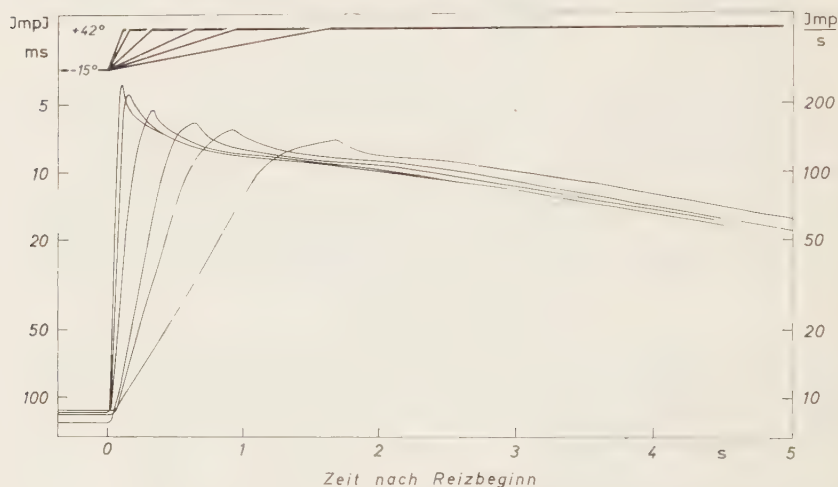


Abb. 16. Reaktionen auf Trapezreize mit verschiedener Anstiegssteilheit. Oben: Registrierung der Flügellage. Kurven gemittelt aus durchschnittlich 4 Einzelreaktionen

faßbar, daß die Anstiegssteilheit des Trapezreizes variiert wird. Aus anatomischen Gründen ist die erreichbare Amplitude begrenzt; ich habe mit konstanter Auslenkamplitude gearbeitet, so daß mit der Steilheit auch die Dauer des Reizanstieges variiert wurde.

In Abb. 16 sind die Anstiegsgeschwindigkeiten zwischen $0,51^\circ/\text{ms}$ und $0,035^\circ/\text{ms}$ verändert worden, dies entspricht einer Änderung der Anstiegsdauer von $0,11$ — $1,62$ s (Ausgangslage -15° , Ziellage $+42^\circ$). Mit flacher werdender Anstiegsflanke nimmt die Ausbildung einer Erregungsspitze ab. Dies äußert sich nicht nur in der absoluten Dauer des Spitzenintervalls, sondern es wird auch den vorangehenden und nachfolgenden ImpI immer ähnlicher.

Abb. 16 läßt erkennen, daß der erste Teil des Erregungsanstieges nahezu proportional dem Anstieg des Reizes folgt. Die Beziehung zwischen Reizanstieg und ImpI ist hier und in allen anderen Versuchen mit ähnlichen Bedingungen außerordentlich regelmäßig und mit der geringsten Streuung behaftet.

Wie schon im Zusammenhang mit Abb. 11 (S. 513) besprochen, ändert sich mit ansteigender Auslenkung die Beziehung zwischen Flügelstel-

lung und Erregungsbildung. Bei geradlinig ansteigender Trapezflanke äußert sich dies in einer Krümmung der ImpI-Kurve. Die relative Abweichung der gekrümmten Kurve von einer Geraden bleibt bei Trapezflanken verschiedener Steilheit nahezu konstant. Die Krümmung wird eindeutig von der Höhe der Auslenkung bestimmt, die jeweils — zu von der Steilheit abhängigen Zeitpunkten nach Reizbeginn — erreicht worden ist (in Abb. 16 nicht deutlich sichtbar).

Das Niveau der Erregungsspitze und des vorangehenden Erregungsanstieges wird offensichtlich von der durch die Steilheit bedingten Anstiegsdauer beeinflusst. Es wird hier bei zunehmend flacher werdenden Reizanstiegen eine relative Erregungsminderung wirksam. Parallel zu diesem Vorgang ist zu beobachten, daß die erste Phase des Erregungsabfalles nach der Spitze immer schwächer ausgebildet wird. Diese zwei miteinander gekoppelten Erscheinungen lassen sich zwanglos dadurch erklären, daß die Prozesse, die der ersten Phase des Erregungsabfalles zugrundeliegen, bei flacher werdender Anstiegsflanke in zunehmendem Maße bereits im Verlaufe des Reizanstieges wirksam werden. Diese erregungsmindernden Prozesse sind der Erregungssteigerung (abhängig von der noch andauernden Reizzunahme) entgegengesetzt und können bei entsprechend langsamem Reizanstieg diese kompensieren, so daß die Erregung auf einem gleichbleibenden Niveau verharret. Im Gegensatz hierzu wird die zweite Phase des Erregungsabfalles bei Wechsel der Steilheit der Anstiegsflanke nicht merklich betroffen.

Es stellt sich die Frage, ob die Wirkungen von Trapezreizen verschiedener Anstiegssteilheit miteinander (bzw. mit einem idealen Rechteckreiz) verglichen werden können. Im Bereich des Erregungsanstieges und der ersten Abfallphase herrschen Bedingungen, die dies nicht ohne weiteres zulassen. Der Verlauf der zweiten Phase des Erregungsabfalles dagegen gestattet eine zeitliche Gleichsetzung der verschiedenen ImpI-Kurven. Die Kurven der Abb. 16 lassen sich zur Deckung bringen, wenn jede einzelne Kurve um $\frac{2}{3}$ der Anstiegszeit des zugehörigen Trapezreizes nach links verschoben wird. D. h. es lassen sich hier die Trapezreize beliebiger Anstiegssteilheit, in ihrer Wirkung hinsichtlich der zweiten Abfallphase mit einem idealen Rechteckreiz vergleichen, der beginnt, nachdem $\frac{2}{3}$ der Anstiegszeiten der Trapezreize abgelaufen sind. Diese zeitliche Verschiebung nimmt mit kleiner werdender Auslenkamplitude ab. Sie ist außerdem von der vorhergehenden Beanspruchung des Präparates abhängig.

β) Abstiegsflanke. Auf den Erregungsverlauf am Ende eines Trapezreizes hat die Steilheit der Abstiegsflanke einen entscheidenden Einfluß, der durch Abb. 17 erläutert wird. In der hier dargestellten Versuchsgruppe (Ziellage $+42^\circ$, Ausgangslage -15°) wurden die Abstiegs-geschwindigkeiten zwischen 0,093°/ms und 0,001°/ms variiert, in einem Bereich also, der wesentlich geringere Winkelgeschwindigkeiten umfaßt als bei der Versuchsgruppe der Abb. 16.

Beim steilen Abstieg hört, wie schon oben erläutert, die Impulsbildung abrupt auf. Wird der Flügel sehr langsam gesenkt (Kurve d

0,002°/ms und Kurve e 0,001°/ms in Abb. 17), so wird keine Ruheperiode mehr ausgebildet. Die Erregung nimmt ab und folgt im Mittel dem Absinken des Flügels. Im Gegensatz zur Anstiegsflanke weisen die Impulsfolgen hier eine starke Unregelmäßigkeit auf. Der Verlauf der Impulsbildung läßt vermuten, daß bei steiler Abstiegsflanke der Rezeptor kurzfristig völlig entspannt wird. Die Erregungsbildung bei flachem Abstieg deutet darauf hin, daß die langsame Entdehnung des

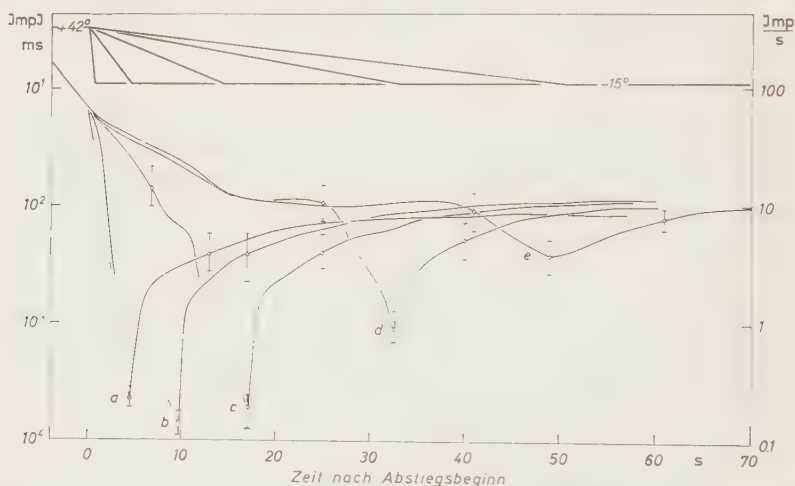


Abb. 17. Reaktionen auf verschieden steile Abstiegsflanken von Trapezreizen. Oben: Registrierung der Flügellage. $\bar{s}$ Variationsbreite; ausgewählt wurden die Bereiche sehr großer Streuung. Kurven gemittelt aus 3–5 Einzelreaktionen (*e* enthält nur eine Reaktion). Gesamtzahl der ausgewerteten Meßpunkte über 4500

Sinnesorgans eine wesentlich unregelmäßigere Reizwirkung am Rezeptor verursacht als eine entsprechende Dehnung des Organs bei ansteigendem Reiz.

Aus den Versuchsreihen mit flachem Reizabstieg, bei denen die Größe der Erregung über die ganze Dauer des Versuches verfolgt werden kann (d und e in Abb. 17), ist abzuleiten, daß jeweils am Ende des Reizabstieges ein Erregungsminimum erreicht wird. Wird das dem Reizabstieg vorangehende Reizplateau kurz gehalten, so kann bei sehr flacher Abstiegsflanke die ImpI-Kurve ohne Ausbildung eines Erregungsminimums direkt in das der neuen Flügellage entsprechende Niveau übergehen (in Abb. 17 nicht dargestellt).

Da ein Teil des Erregungsverlaufs (Ruheperiode) nicht beobachtet werden kann, ist ein Vergleich der Vorgänge während und unmittelbar nach Reizabstieg mit denen des Reizanstieges nicht möglich. Der zweite Abschnitt der Erregungswiederkehr ähnelt der zweiten Phase des Erregungsabfalles (während des Trapezplateaus) in seinem allgemeinen Zeitbedarf, doch findet sich hier von Anfang an ein asymptotischer Erregungsverlauf.

d) **Erregung bei Variation der Reizfolge.** In den vorangehenden Abschnitten wurden die Reaktionen auf Änderungen der Reizamplitude untersucht, die auf eine für längere Zeit konstant gehaltene Reizsituation (Ausgangslage) folgten, welche als unmittelbar vorausgehender Konditionsreiz betrachtet werden kann. Nunmehr wird untersucht, welche Einflüsse ein Konditionsreiz auf die Reaktion während eines Testreizes hat, wobei der zeitliche Abstand zwischen den beiden Reizen verändert wird. Es werden hierzu gleiche Trapezauslenkungen als Konditions- wie als Testreiz verwendet (Ausgangslage -30° , Ziellage $+30^\circ$, ca. 2,5 s Dauer, steile Flanken).

In Abb. 18 sind die ImpI-Kurven auf einzelne Reize (keine Mittelung) dargestellt, und zwar jeweils von Beginn bis Ende des Trapezplateaus. Als Parameter ist der Zeitabstand zwischen Plateauende des Konditionsreizes und Plateaubeginn des Testreizes angegeben. Dies bedeutet, daß bei d das Konditionsreiz-Plateau unmittelbar in das Testreiz-Plateau übergeht.

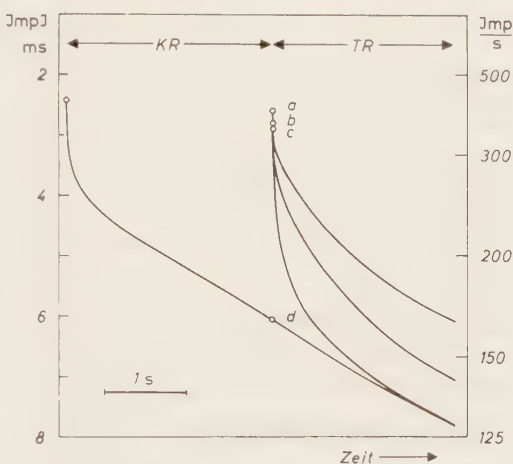


Abb. 18. Abhängigkeit der Erregung vom zeitlichen Abstand zu einem vorhergehenden Reiz. Abstände von Konditions- und Testreiz (KR, TR): a 6,0 s; b 1,45 s; c 0,235 s; d 0 s. ○ Spitzenintervalle. Jede Kurve stellt eine Einzelreaktion dar

Abb. 18 zeigt, daß bei den hier verwendeten Reizabständen die Spitzenintervalle verhältnismäßig wenig beeinflusst werden, dagegen läßt die nachgezeichnete Originalregistrierung der Abb. 19 (Reizabstand 30 ms) eine Verlängerung des Spitzenintervalls auf das Doppelte erkennen. Der genaue Verlauf der Beeinflussung des Spitzenintervalls ergibt sich aus der obersten Kurve der Darstellung von Abb. 20.

Im Vergleich zu der Beeinflussung des Spitzenintervalls wird die erste und zweite Phase des Erregungsabfalles schon bei längeren Abständen vom Konditionsreiz in Mitleidenschaft gezogen. Abb. 20 (untere Kurve) zeigt, daß diese bereits bei Reizabständen zwischen 40 und 0,1 s beträchtlich an Höhe abnehmen; weitere Verkürzung des Abstandes kommt nicht mehr zur Wirkung, da das Erregungsniveau bereits einen Wert erreicht hat, der dem der Kurve d in Abb. 18 entspricht (Konditions- und Testreiz ineinander übergehend). Dagegen wird das Spitzenintervall erst von Reizabständen unter 0,3 s in starkem Maße beeinflusst. Diese unterschiedliche Abhängigkeit vom Reizabstand tritt in Abb. 18 deutlich hervor.

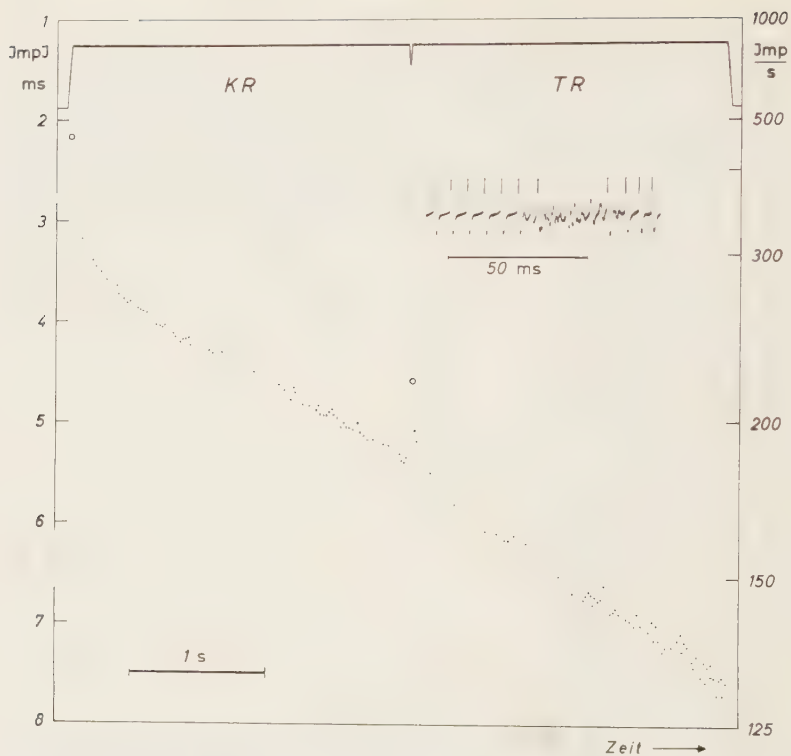


Abb. 19. Erregungsverlauf auf Konditions- und Testreiz (KR, TR) bei 30 ms Abstand. Nachzeichnung einer Originalregistrierung. $\circ$ Spitzenintervalle. Einsatzbild: Impulsfolge während des Überganges von Konditionsreiz auf Testreiz

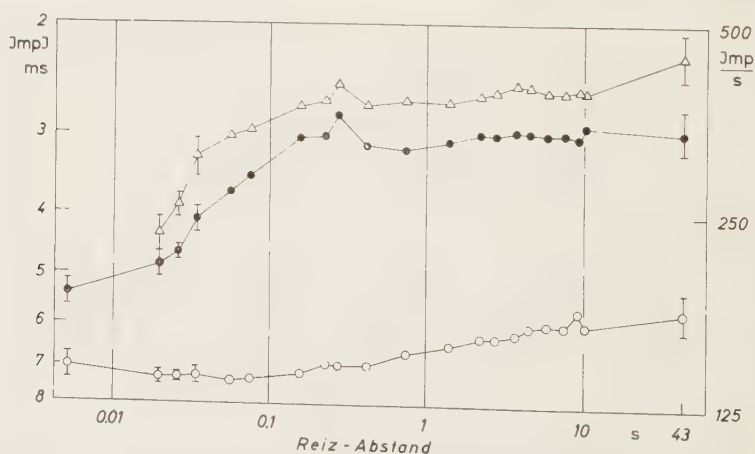


Abb. 20. Abhängigkeit der Reaktion auf einen Testreiz vom Abstand zum Konditionsreiz. Δ Spitzenintervalle; $\bullet$ über die ersten 40 ms des Reaktionsbeginns gemittelte Impulsintervalle; $\circ$ Mittel von 20 Impulsintervallen 2 s nach Testreizbeginn; $\bullet$ mittlere quadratische Abweichung (durchschnittlich 5 Einzelwerte)

Die unterschiedliche Zeitabhängigkeit ist ein Hinweis darauf, daß zwei getrennte Prozesse dem Erregungsabfall zugrunde liegen. Die Erregungsspitze wird nur kurzfristig beeinflusst. Dabei dürften mechanische Trägheitsmomente und auch rasch ablaufende Prozesse der Erregbarkeitsänderung beteiligt sein. Der Erregungsabfall (Testreiz) ist bei extrem kurzen Reizabständen als Fortsetzung des Erregungsabfalles während des Konditionsreizes zu verstehen. Mit zunehmendem Reizabstand erfolgt eine Unterbrechung und eine sehr langsam ablaufende Erholung dieses Abfalles, wie es auch dem Zeitverlauf der Erregungswiederkehr in Abb. 17 entspricht.

3. Verhalten bei periodischer Reizung

a) Sinusförmige Reizung. Der Einfluß der periodischen Flügelbewegungen während des normalen Fluges auf die Aktivität der Streckrezeptoren von *Schistocerca* wurde schon von WILSON und GETTRUP in verschiedenen Arbeiten untersucht (GETTRUP 1962, 1963 b, WILSON 1961, 1963, 1964 a). Reaktionen bei unmittelbarer Reizung des (metathorakalen) Rezeptors durch sinusförmige Längenänderungen (5–50 Hz) hat GETTRUP (1963 a) studiert. Danach werden bei der normalen Flügelschlagfrequenz (ca. 17 Hz) jeweils 1–3 Impulse vor Erreichen der höchsten Flügelstellung ausgebildet. Die Zahl der Impulse nimmt mit abnehmender Schlagfrequenz rasch zu. Die folgenden eigenen Ergebnisse ergänzen diese Untersuchungen im Bereich niedrigerer Reizfrequenzen.

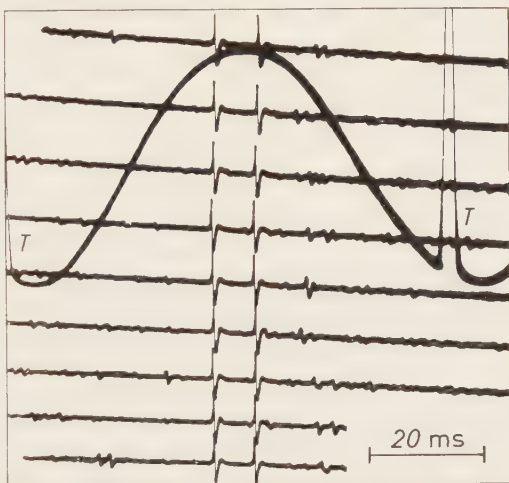


Abb. 21. Reaktionen auf sinusförmige Flügelanslenkungen (12,5 Hz; Amplitude 0° bis +38°); T Triggersignal

Bemerkenswert ist die exakte Bindung der Reaktion an die Phase des Reizes, die in Abb. 21 demonstriert wird. Bei Änderung der Amplitude des Reizes wird, wie zu erwarten, die Zahl der Impulse beeinflusst, was hier nicht im einzelnen dargestellt wird, da es sich aus den Versuchen mit Trapezreizen ableiten läßt.

Erniedrigung der Reizfrequenz hat zur Folge, daß der Bereich der Sinusschwingung, in dem Impulse gebildet werden, ausgedehnt wird. Abb. 22 zeigt zwei Umzeichnungen von superponierten Versuchen, bei denen die jeweilige Reizschwingungsdauer (λ) auf den gleichen Abszissenwert gebracht wurde. Bei konstanter Schwingungsamplitude (–10° auf +20°) werden durch einen Sinusreiz von 2,9 Hz regelmäßig 3 Impulse pro Schwingung gebildet, die kurz vor und während des Gipfels der Schwingung erscheinen. Bei einer extremen Verlangsamung der Schwin-

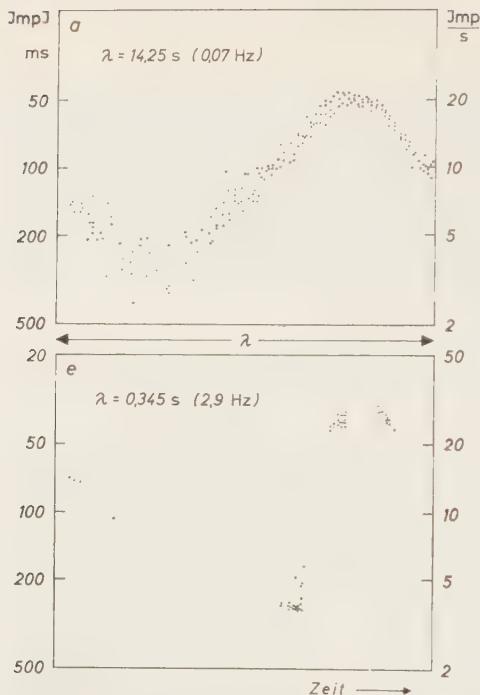


Abb. 22. Einfluß der Frequenz (*a* 0,07 Hz; *e* 2,9 Hz) eines Sinusreizes auf die Impulsintervalle; mehrere Reaktionen superponiert. Umgezeichnete Punktediagramme, bei denen die Schwingungsdauer auf gleiche Länge gebracht wurde

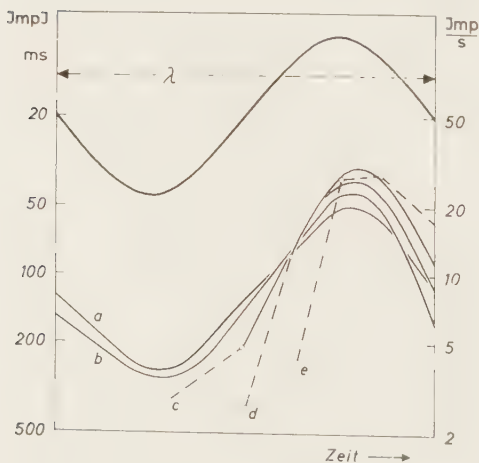


Abb. 23. Reaktionen auf sinusförmige Flügelauslenkungen verschiedener Schwingungsdauer. λ bei: *a* 14,25 s; *b* 2,8 s; *c* 1,02 s; *d* 0,678 s; *e* 0,345 s; (0,07 bis 2,9 Hz). (Die Phasenbeziehung der Reaktionen untereinander ist exakt wiedergegeben, die zur Reizschreibung mit methodischem bedingtem Fehler)

gung (0,07 Hz) werden im ganzen Schwingungsbereich Impulse ausgelöst. Die (logarithmische) Intervallkurve folgt in guter Näherung dem Reizverlauf.

Den Übergang zwischen den in Abb. 22 gezeigten Extremen stellen die Kurven der Abb. 23 dar, bei denen auf die Wiedergabe von Einzelintervallen verzichtet wurde. Die Kurven *a* und *e* entsprechen denen der Abb. 22. Bei Reizfrequenzen bis herab zu 1 Hz werden die Impulse vollständig (*e*) oder teilweise (*d*, *c*) zu phasengebundenen Zeitpunkten ausgelöst. Bei Superposition mehrerer Versuche bilden sich dadurch diskrete Punktegruppen (Abb. 22 unten), deren Mittelwerte in Abb. 23 durch Kreise wiedergegeben sind (gestrichelte Verbindungslinien). Bei langsameren Reizschwingungen (beginnend mit 1,5 Hz) läßt sich die Beziehung zwischen Auftreten eines Impulses und Reizphase immer weniger deutlich erkennen, so daß kontinuierliche Streukurven entstehen (Abbildung 22 *a*). Die Phasenabhängigkeit der Dauer der Impulsintervalle tritt stets deutlich hervor.

Die Kurvenschar der Abb. 23 zeigt, daß mit steigender Reizfrequenz im Gipfelbereich des Reizes eine gewisse Verkürzung

der gemittelten ImpI erfolgt, wie nach den Versuchen mit verschiedenen Anstiegsgeschwindigkeiten der Trapezflanke zu erwarten war. Das Spitzenintervall der einzelnen Reaktionen (*kürzestes* ImpI einer Reaktion) wird oberhalb bestimmter Reizfrequenzen nicht weiter verkürzt. Unter den Bedingungen der Abb. 23 gilt dies für Frequenzen von ca. 0,5 Hz auf-

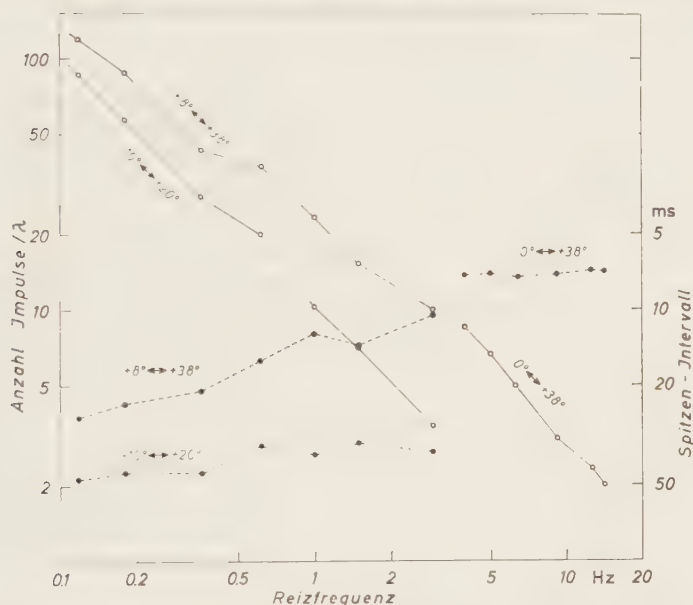


Abb. 24. Abhängigkeit der Impulszahl pro Reizschwingung (—○—) und der Dauer der Spitzenintervalle (---●---) von der Reizfrequenz. Drei Versuchsreihen mit jeweils verschiedenen Schwingungsamplituden, wie angegeben

wärts (siehe auch unterste Kurve in Abb. 24). Wird der Schwingungsbereich verändert (Ausgangslage und/oder Ziellage), so verschiebt sich diese Grenze (siehe Abb. 24, Spitzenintervalle bei Schwingung von $+8^\circ$ bis $+38^\circ$).

In einem gewissen Gegensatz zum Spitzenintervall steht das *erste* ImpI nach der Ruheperiode, das stets mit steigender Reizfrequenz kürzer wird. Die gleiche Beziehung hat auch GETTRUP (1963a) bei den dort untersuchten Reizfrequenzen festgestellt. Auch in dem hier schon untersuchten Einfluß der Anstiegssteilheit von Trapezreizen wird diese Abhängigkeit sichtbar. Bei konstanter Schwingungsamplitude des Sinusreizes wird mit steigender Frequenz die Anstiegsflanke steiler, was zur Folge hat, daß der Erregungszustand des Rezeptors rascher aus dem Schwellenbereich (Auslösung des ersten Impulses mit entsprechend langem nachfolgenden ImpI) in einen Bereich höherer Erregung gebracht wird, wodurch die Ausbildung des zweiten Impulses beschleunigt wird.

Eine besondere Abhängigkeit von der Reizfrequenz zeigt die Anzahl der Impulse pro Flügelschwingung. Abb. 24, bei der Ordinate und

Abszisse in logarithmischem Maßstab geteilt sind, veranschaulicht dies für drei Versuchsreihen (—o—). Es ergibt sich eine annähernd lineare Abhängigkeit zwischen Impulszahl/Schwingung und Schwingungszahl/s, d. h. die *mittlere* Frequenz der Impulse bleibt konstant, wenn die Reizfrequenz bei gleicher Amplitude variiert wird. Der Einfluß der Reizfrequenz wirkt sich nur auf das *zeitliche Muster* der Impulse aus (siehe Abb. 22).

b) Flugähnliche Reizung. Die hier eingehender untersuchte Reizform der Sinusschwingung kommt einer natürlichen Flügelbewegung

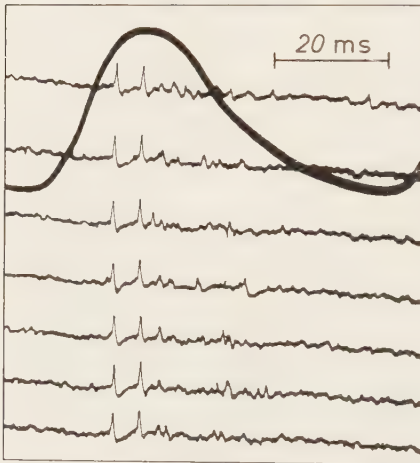


Abb. 25. Reaktionen auf der Flugbewegung genäherte Flügelschwingungen. 15,5 Hz; Amplitude -25° bis $+48^\circ$

verhältnismäßig nahe. Es kann daher erwartet werden, daß die gefundenen Beziehungen auch für natürliche Bedingungen gelten. Um dies generell zu bestätigen, habe ich mit Hilfe einer speziell geformten Kulissenscheibe (KS in Abb. 5) Schwingungen des Flügels erzeugt (innerhalb der Normalenebene), die die normalen Geschwindigkeitsverhältnisse nachahmen. Die in Abb. 25 mitregistrierte Flügelbewegung veranschaulicht den natürlichen Verlauf und auch den Unterschied zu einer Sinusschwingung. Hier nimmt die Anstiegsphase nur etwa ein Drittel der

ganzen Schwingungsdauer ein, d. h. sie entspricht in ihrer Steilheit einer höheren sinusförmigen Frequenz, die Abstiegsphase einer tieferen, als sich aus der Periodik des Flügelschlages ergeben würde.

Im übrigen ist das gebildete Impulsmuster durchaus den bei sinusförmiger Schwingung auftretenden Mustern gleichzusetzen. Nach dem im vorigen Abschnitt Besprochenen, würde sich die Abweichung vom sinusförmigen Reizverlauf auf die Erregungsbildung erst bei Schlagfrequenzen auswirken, die wesentlich unter der natürlichen liegen.

4. Impulsauslösung

Zur Frage der Entstehung von Impulsen bei dem hier untersuchten Rezeptor und eventuell allgemein bei Mechanorezeptoren von Arthropoden, lassen sich indirekt aus dem Muster der Impulsfolgen bestimmte Schlüsse ziehen. Unter besonderen Bedingungen können in der regel-

mäßigen Aufeinanderfolge der Impulse „Lücken“ auftreten, die ein ganzzahliges Vielfaches der vorangehenden Intervalle darstellen (verdoppelt oder seltener verdreifacht). Diese Erscheinung wird bevorzugt

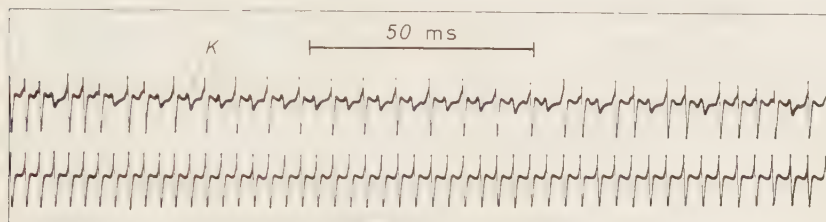


Abb. 26. Zwei Beispiele aus einer Serie von Reaktionen auf identische Reizungen. Beachte die Impulsausfälle in der regelmäßigen Folge. An den Ausfallstellen Knospenpotentiale (K)

bei unphysiologisch starken und langen Reizungen beobachtet, seltener während kurzer normaler Reize.

Dieses Phänomen wurde in einer früheren Veröffentlichung (PABST und SCHWARTZKOPFF 1962) bereits kurz behandelt und durch Darstellungen von Intervall-Histogrammen belegt.

Prinzipiell das gleiche Verhalten beschreiben FLOREY (1955) und BURKHARDT (1959) bei den abdominalen Streckrezeptoren der dekapoden Krebse. Diese Autoren

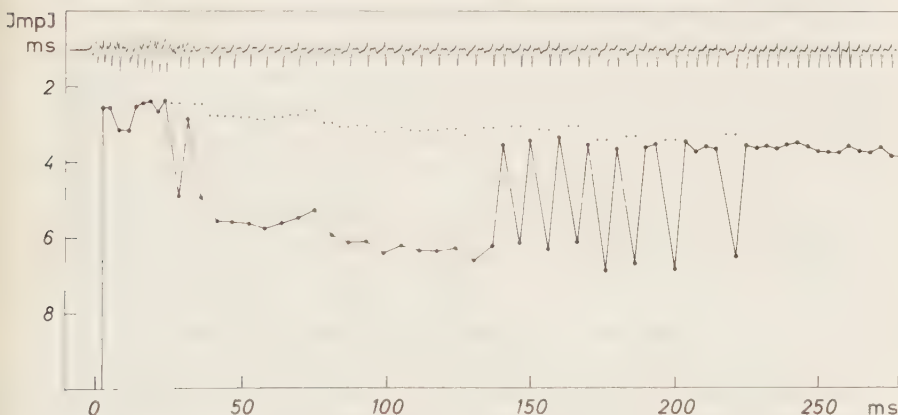


Abb. 27. Genaue Ausmessungen der Impulsintervalle während einer Reaktion mit Impulsausfällen. Einsatzbild: Originalregistrierung, Zeitachsen identisch. Näheres siehe Text

zeigen, daß an der Membran des Somas der Sinneszelle rhythmische Potentialänderungen, sogenannte Knospenpotentiale, auftreten, die die Zeitpunkte möglicher Impulsauslösung festlegen. Wird nun die Schwelle der Impulsbildung erhöht (BURKHARDT; durch starke Unterkühlung), so bleibt der Rhythmus erhalten, es wird aber nicht mehr von jedem Knospenpotential ein Impuls ausgelöst.

Abb. 26 zeigt einen der verhältnismäßig seltenen Fälle, in dem der Streckrezeptor von *Locusta* bei mehrfacher Wiederholung der gleichen Flügelauslenkung (Trapez, -30° auf $+40^\circ$) teils normale Impulsfolgen,

teils solche mit Ausfällen bildet. Innerhalb von 112 gleichartigen Versuchen an diesem Präparat wurden 5 Folgen mit Ausfällen registriert. Beachtenswert ist die strenge Gleichzeitigkeit der Impulse in beiden Versuchsbeispielen.

Über die Reizdauer ändern sich in beiden Folgen die ImpI gleichmäßig; in der oberen Registrierung fehlen rund 40 % der Impulse. An ihrer Stelle werden kleine Potentialschwankungen sichtbar, die den von BURKHARDT und FLOREY beschriebenen Knospenpotentialen entsprechen.

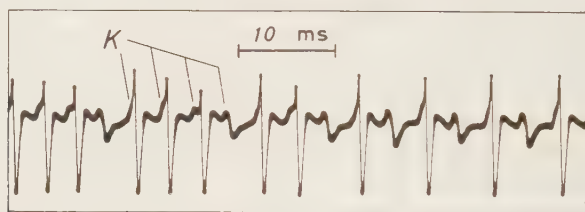


Abb. 28. Zusammenhang zwischen Knospenpotentialen (K), Auslösung der Impulse und Ausfällen von Impulsen. Näheres siehe Text

Da hier extrazellulär, in einem Abstand von 2 mm vom Zellsoma abgeleitet wird, lassen sich diese Knospenpotentialen im allgemeinen nicht so deutlich darstellen. Die Rhythmik der Knospenpotentialen, die unbeeinflusst vom Auftreten oder Ausfallen der fortgeleiteten Impulse weiterläuft, ist eine der Voraussetzungen für die strenge Synchronität zwischen den beiden hier dargestellten Impulsfolgen.

Bei einer genauen Untersuchung der ImpI in Versuchsreihen mit „Lücken“ stößt man auf ein interessantes Ergebnis, das in Abb. 27 veranschaulicht wird. Hier sind für die oben dargestellte Impulsfolge die einzelnen ImpI gegen die Zeit aufgetragen. Wo Lücken erscheinen, wurden jeweils zusätzlich die halben Werte der Lückenintervalle in Form der nicht miteinander verbundenen Punkte angegeben. Es zeigt sich, daß die Halbwerte regelmäßig etwas kürzer sind als benachbarte Normalintervalle (rechter Teil der Kurve). Diese Erscheinung ist statistisch gut gesichert. Ihre Erklärung läßt sich aus Abb. 28 gewinnen. Man kann hier verfolgen, wie sich die fortgeleiteten Impulse auf die Knospenpotentialen aufsetzen. In der durch K markierten Sequenz sieht man, daß nach einer Lücke der erste Impuls unmittelbar aus dem Knospenpotential aufsteigt, der zweite etwas später und der dritte am Ende des Knospenpotentials ausgelöst wird. Aus dieser Erscheinung läßt sich ableiten, daß bei konstanter Periodik der Knospenpotentialen das Lückenintervall kürzer als das doppelte Normalintervall sein muß, und zwar um einen Betrag, der der Verzögerung der Auslösung der Potentiale nach einem Normalintervall entspricht.

D. Diskussion

1. Analyse des Erregungsabfalles

In der vorangehenden Darstellung der Ergebnisse wurde für das Nachlassen der Impulsbildung bei konstantem Reiz nicht der Ausdruck „Adaptation“ verwendet, sondern allgemein von Erregungsabfall gesprochen. Ob und inwieweit dieser Erregungsabfall als Adaptation des Rezeptors zu bezeichnen ist, hängt von der Definition des Begriffes ab und wird erst aus der Gesamtheit der Versuchsergebnisse erschlossen.

BURKHARDT (1960, 1961) analysiert den Erregungsabfall von Rezeptoren bei konstantem Eingangsreiz und findet sechs verschiedene Prozesse im Bereich der Sinnesorgane, die diesen verursachen können. Von vielen Autoren wird die Wirkung all dieser Prozesse gemeinsam als Adaptation bezeichnet. Nach BURKHARDT ist der Begriff der Adaptation auf den Vorgang der *Minderung der Empfindlichkeit* im reizleitenden Apparat und in den sensiblen Strukturen des Rezeptors einzuschränken.

Im folgenden wird, ausgehend von der Definition BURKHARDTs, diskutiert, welche Prozesse am Erregungsabfall des Flügelrezeptors beteiligt sind.

a) **Dynamische Reizminderung.** Hierunter wird eine zeitabhängige Verformung des Eingangsreizes im reizleitenden Apparat verstanden. Bei der hier angewandten Methode muß der Flügel mit seinen Gelenkstrukturen als reizleitender Apparat betrachtet werden, obwohl er nicht Teil des Sinnesorgans ist. Dieser mechanische Reizleitungsweg ist verhältnismäßig lang und in seinen Übertragungseigenschaften nicht im einzelnen zu überschauen. Es soll hier nicht diskutiert werden, welcher Teil des Weges mit der natürlichen Reizleitung zusammenfällt, über welche die Längenänderung des Rezeptors von der den Flügel bewegenden Muskelkraft bewirkt wird.

Unter Dauerbedingungen entspricht einer bestimmten Flügelstellung eine entsprechende, konstante Länge (Dehnung) des Rezeptors (siehe auch GETTRUP 1962, 1963a). Die Dehnung ist nicht direkt proportional zum Winkel der Flügelsteilung, sondern weist eine komplexe Abhängigkeit auf.

Wie schon oben berichtet (S. 509), schnellt der Flügel beim inaktiven (auch beim narkotisierten) Tier infolge der elastischen Vorspannung des thorakalen Skelet-Muskel-Systems in die Ruhelage oder stellt sich in eine tiefe Lage von -20° bis -30° . Diese Vorspannung muß bei der durch passive Verstellung erzeugten Flügelbewegung überwunden werden. In der Kette der mechanischen Reizübertragung vom Flügel über die einzelnen Gelenkbestandteile zum Rezeptor ist an jeder Übertragungsstelle (Gelenkkutikula) eine elastische Komponente beteiligt. Den

Kautschuk-Charakter der Elastizität der Gelenkmembranen von Insekten hat WEIS-FOGH (1960, 1961 a, 1961 b) besonders herausgestellt.

Inwieweit diese elastische Komponente bei der Flügelauslenkung den Eingangsreiz verformt und somit den Erregungsverlauf des Rezeptors beeinflusst, läßt sich zur Zeit nur abschätzen. Ausschlaggebend hierbei ist die Zeitkonstante der beteiligten Vorgänge. Wenn diese zu ihrem Ablauf mehrere Millisekunden benötigen, so sind sie an der Ausprägung der ersten Phase des Erregungsabfalles (zu Beginn des Plateaus eines Trapezreizes) beteiligt. D. h. erst im Verlauf von größenordnungsmäßig mehreren Millisekunden stellen sich die elastischen Bestandteile des reizleitenden Systems durch Längenänderung auf den neuen Spannungszustand (Flügelstellung) ein. Da der Rezeptor in Serie am Ende des Systems angeordnet ist, erfolgt eine Minderung seiner Anfangsdehnung und somit des Nutzreizes. Daraus ergibt sich ein Abfall der Erregung, der, zusammen mit dem anschließend zu besprechenden Vorgang, die Ausbildung der Erregungsspitze wesentlich bestimmt.

b) Dynamische Erregungsminderung. Ein in seiner Wirkung auf die Erregung ähnlicher Prozeß wie die dynamische Reizminderung, ist die dynamische Erregungsminderung. Diese Formulierung umschreibt den Prozeß der Einstellung des Rezeptors auf eine neue Reizsituation. Dieser Prozeß ist dem Einschwingen eines Meßgerätes (ohne Empfindlichkeitsminderung!) vergleichbar und kann auf zwei gegenläufigen Vorgängen mit verschiedenen Zeitkonstanten beruhen. Eine erregungssteigernde, schnell ansprechende Komponente und eine erregungshemmende, langsamer ansprechende Komponente würden die Ausbildung einer Erregungsspitze bei einem positiven Reizsprung bewirken. Im umgekehrten Sinne läuft dieser Prozeß bei einem negativen Reizsprung ab. Eine Änderung der Empfindlichkeit des Rezeptors wird hierdurch nicht verursacht (BURKHARDT 1960).

Die Tatsache, daß bei verlangsamtem Anstieg der Flügelauslenkung (S. 518f.) bevorzugt die Erregungsspitze und die erste Phase des Erregungsabfalles unterdrückt wird (nicht dagegen die zweite Phase), wird sowohl auf eine dynamische Reizminderung als auch auf eine dynamische Erregungsminderung zurückgeführt. Während des verlangsamten Reizanstieges laufen diese beiden dynamischen Prozesse schon teilweise ab, sie werden aber nicht besonders sichtbar, da die gleichzeitige Erregungszunahme sie verdeckt. Zu beachten ist, daß diese von der Reizänderung abhängigen Prozesse erst nach Erreichen der Ziellage vollständig beendet werden können, auch wenn der Anstieg extrem langsam verläuft.

Auf die dynamische Reiz- und Erregungsminderung ist ferner zurückzuführen, daß bei wiederholten Reizungen auch dann noch eine Erregungsspitze ausgebildet wird, wenn ein mit geringem zeitlichen Abstand vorausgehender Konditionsreiz (S. 521 f.) das Niveau der Erregung bereits beträchtlich abgesenkt hat.

Wahrscheinlich sind die Zeitkonstanten der dynamischen Reiz- und Erregungsminderung für die Einstellung bei positivem Reizsprung und

für die Rückstellung ähnlich. Dadurch kann bereits kurz nach Rückführung des Flügels bei einem neuen Reiz der Einstellvorgang erneut ablaufen. Bei Reizende (negativer Reizsprung) bewirkt der umgekehrte Verlauf beider Prozesse nach einer anfänglich starken Erregungsabsenkung wieder eine Anhebung derselben. In der Impulsbildung wird dies nicht immer sichtbar, da die anschließend erläuterte Adaptation den Vorgang überdecken kann. Die abrupte Beendigung der Impulsbildung bei Flügelabsenkung ist eine der deutlichsten Folgen der dynamischen Prozesse, die die Reizabnahme am Rezeptor beschleunigen.

Eine Trennung der beiden dynamischen Prozesse ist unter diesen Versuchsbedingungen nicht möglich. Doch besteht kein Zweifel, daß Reiz- und Erregungsminderung *additiv* die Höhe der Erregungsspitze beeinflussen.

c) **Empfindlichkeitsminderung am reizleitenden Apparat.** Eine Empfindlichkeitsminderung im reizleitenden Apparat ist nach der Definition BURKHARDTs vorhanden, wenn während der Reizdauer fortlaufend das Verhältnis von Nutzreiz am Rezeptor zu Eingangsreiz verringert wird. Bei mechanischen Systemen kann dies durch eine plastische Verformung des reizleitenden Apparates infolge der Kräfte des Reizes bewirkt werden. Die Verformung muß nach Reizende durch aktive Kraftentwicklung des Systems wieder rückgängig gemacht werden. Bevorzugt tritt diese Empfindlichkeitsminderung bei Mechanorezeptoren auf, in deren Reizleiter Muskelemente (in Serie) eingeschaltet sind (Muskelspindeln, Streckrezeptoren von Krebsen).

Bei dem hier untersuchten System sind in die Reizleitungskette zwischen Flügel und Rezeptor keine Muskeln eingegliedert. Eine Plastizität der hier wesentlich an der Reizübertragung beteiligten Gelenkmembran kann ausgeschlossen werden, da sie keine aktiven Elemente enthält, die eine Verformung rückgängig machen könnten, wie auch WEIS-FOGH (1960, 1961a, b) in diesbezüglichen Untersuchungen keine Plastizität der Gelenkmembran festgestellt hat. Es ist jedoch nicht ganz auszuschließen, daß Muskeln, die senkrecht zur Reizleitungsrichtung an den Skeletteilen angreifen, in begrenztem Umfange eine plastische Wirkung ausüben.

Gelegentlich werden trotz Durchtrennung der Halskonnektive die Flugmuskeln einer Flügelhebung entsprechend aktiviert. Diese Reaktion kann durch eine passive Flügelauslenkung induziert werden; dabei wird die Reaktion des Sinnesorgans nicht unbeträchtlich beeinflusst. Obwohl der Flügel in der Reizapparatur festgehalten wird, kann die Kontraktion der Flugmuskeln infolge der Elastizität der Bestandteile des Gelenkes eine zusätzliche Dehnung des Sinnesorgans hervorrufen.

Derartige Reaktionen wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Sie lassen sich leicht von „normalen“ Reaktionen unterscheiden, da sich die Muskelaktivität in eindeutig erkennbarer Weise den Impulsfolgen des Streckrezeptors überlagert. Abb. 29 gibt eine derartige Impulsfolge während eines Trapezreizes wieder, der sich die Potentiale einer ca. 60 ms dauernden Muskelzuckung überlagern (Anfang und Ende durch Pfeile markiert). Die Muskelkontraktion hat eine Verkürzung der ImpI zur Folge.

Das die Sinneszelle umgebende Gewebebändchen, welches dem Sinnesorgan im engeren Sinne zuzuzählen ist, besitzt ebenfalls keine Muskelzellen (GETTRUP 1961, 1963a). Es ist daher anzunehmen, daß es nur elastische und keine plastischen Eigenschaften aufweist. Diese Elastizität ermöglicht eine Längenänderung über einen weiten Bereich, welche der Nutzreiz des Rezeptors ist. Dies zeigte GETTRUP (1963a), indem er das metathorakale Sinnesorgan bei direkter Reizung bis um 80% seiner

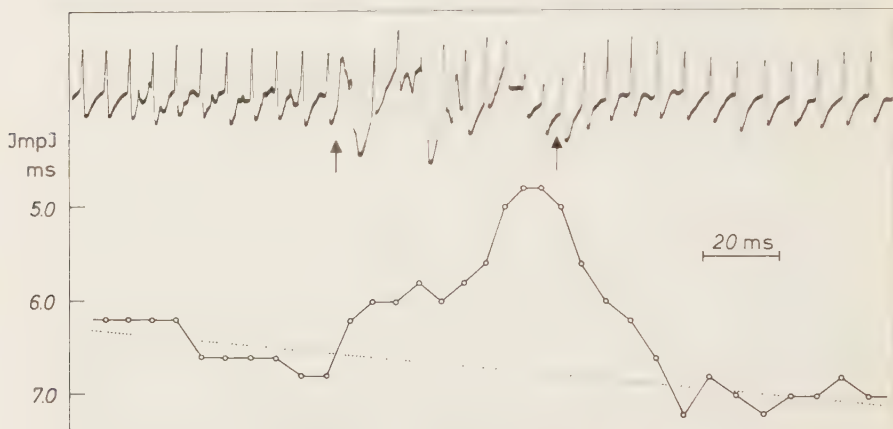


Abb. 29. Beeinflussung der Impulsintervalle während eines Reizes durch spontane Muskelaktivität. Kurve: Auswertung der abgebildeten Impulsfolge. Punktierter Linie: ungestörter Reaktionsverlauf

Länge reversibel dehnte. Bei Flugbewegungen wird es nur um ca. 15—25% gedehnt. Es kann also geschlossen werden, daß eine Empfindlichkeitsminderung im reizleitenden Apparat für den Erregungsabfall der Sinneszelle keine wesentliche Rolle spielt.

d) Empfindlichkeitsminderung in den sensiblen Endstrukturen. Wird durch Reizeinwirkung die Empfindlichkeit der Sinneszelle selbst für diesen Reiz abgeschwächt, und zwar in Abhängigkeit von der Dauer des Reizes, so ist dies als Empfindlichkeitsminderung der sensiblen Endstrukturen zu bezeichnen. Diesen Prozeß nennt BURKHARDT (1960) zusammen mit der im vorhergehenden Abschnitt aufgeführten Erscheinung die Adaptation. Eine Folge der Adaptation im verwendeten engeren Sinne ist, daß bei gleichbleibendem Reiz die Erregung über eine gewisse Zeitdauer fortlaufend abnimmt, bzw. daß gleiche Erregungsniveaus des Rezeptors, zu verschiedenen Zeitpunkten nach Reizbeginn gemessen, verschiedene Reizstärken anzeigen. Für die Adaptation ist es weiter charakteristisch, daß die Empfindlichkeit nach Ende des Reizes nur langsam zurückkehrt.

Alle hier angestellten Versuche, bei denen der Reiz über eine gewisse Zeit eingewirkt hat, zeigen deutlich adaptives Verhalten des Rezeptors. Da weder eine Empfindlichkeitsminderung im reizleitenden System vorliegt, noch, wie weiter unten erläutert wird, rückwirkende Prozesse den Erregungsabfall des Heuschreckenrezeptors beeinflussen, ist zu schließen, daß die bei konstantem Reiz auftretende, lang andauernde Erregungs-

änderung (zweite Abfallphase) die Adaptation des Rezeptors darstellt. Die langsame Erregungswiederkehr nach Reizende ist der zugehörige Erholungsvorgang. Insbesondere die Ergebnisse aus den Versuchen mit Konditionsreizen (S. 621 f.) zeigen, daß die Empfindlichkeit des Rezeptors durch eine Reizung nachträglich über längere Zeit beeinflusst bleibt.

e) **Reiz- und Erregungskontrolle.** Unter diesen zwei Begriffen wird eine Beeinflussung der Erregung durch efferente Nervenimpulse verstanden. Diese können ihre Wirkung sowohl am reizleitenden Apparat als auch direkt an der Sinneszelle entfalten. Beispiele für eine Reizkontrolle sind das Pupillen-System des Auges, das System der Mittelohrmuskeln und die motorische Kontrolle der Krebsstreckkrezeptoren. In diesen Fällen bewirkt eine Efferenz aus höheren Zentren eine Veränderung im reizleitenden Apparat und somit eine Beeinflussung des Nutzreizes (Änderung des Pupillendurchmessers, der Schallübertragung, bzw. des Kontraktionszustandes des Rezeptormuskels).

Beeinflussen die efferenten Fasern die Sinneszellen direkt über besondere Synapsen, so ist eine Änderung der Erregungsbildung die Folge (Erregungskontrolle). Auch hierfür geben die Streckrezeptoren der Krebse, an welchen Hemmfasern endigen, ein Beispiel.

Im Gegensatz zu diesen Beispielen kann bei den Flügelgelenkrezeptoren der Heuschrecken eine Reiz- wie eine Erregungskontrolle ausgeschlossen werden. Das reizleitende System enthält keine Muskelzellen, und es sind keine zum Rezeptor führenden efferenten Nervenfasern bekannt.

Als Resultat dieser Überlegungen ergibt sich, daß in der Erregungsspitze und der ersten Abfallphase bei einem Trapezreiz die dynamischen Prozesse der Reiz- und Erregungsminderung sichtbar werden. Die zweite, über längere Zeit gleichmäßig verlaufende Abfallphase spiegelt die Empfindlichkeitsminderung des Rezeptors (Adaptation) wider.

Dieses Verhalten stellt das Sinnesorgan zur Gruppe der phasischtonischen Rezeptoren. Die dynamisch bedingte phasische Komponente ist bedeutsam für den normalen Flug des Tieres. Eine besondere Bedeutung der von der Adaptation bestimmten tonischen Komponente für die Heuschrecke ist nicht nachgewiesen (s. S. 537).

2. Mechanismus der Impulsauslösung

Auf Grund der Beobachtungen bei den Ausfällen einzelner Impulse (S. 526 ff.) läßt sich die folgende Hypothese über die Bildung des Impulsrhythmus formulieren. Das Rezeptorpotential der Sinnesnervenzelle besteht aus zwei Anteilen. Die eine Komponente ist das bekannte aperiodische Generatorpotential, in seiner Amplitude von der Reizstärke abhängig. Die andere Komponente ist ein rhythmischer Prozeß, der in den periodisch auftretenden Knospenpotentialen sichtbar wird; deren Frequenz hängt von der Amplitude der ersten Komponente ab.

Die generelle Möglichkeit zur Entstehung von Nervenimpulsen liegt in den Membraneigenschaften, entsprechend der Jonentheorie. Diese

können durch Temperatur, Überbeanspruchung, Pharmaka etc. beeinflußt werden. Die Knospenpotentiale, die als Auswirkung des rhythmischen Prozesses auftreten, zeigen eine Änderung der Membraneigenschaften an, durch die die Schwelle für die *Impulsauslösung* erreicht werden kann. Insofern werden also die Impulse durch die Knospenpotentiale getriggert. Das Aktionspotential als eigener Prozeß hat keine Rückwirkung auf den Rhythmus der Knospenpotentiale.

Die Aktivität der Sinnesnervenzelle baut sich also aus drei Anteilen auf: Aperiodisches Generatorpotential, rhythmisches Generatorpotential und Impulsbildung.

Aus dieser Hypothese läßt sich auch die oben erwähnte Erscheinung (S. 528) erklären, daß die Lücken-Intervalle um einen bestimmten Be-

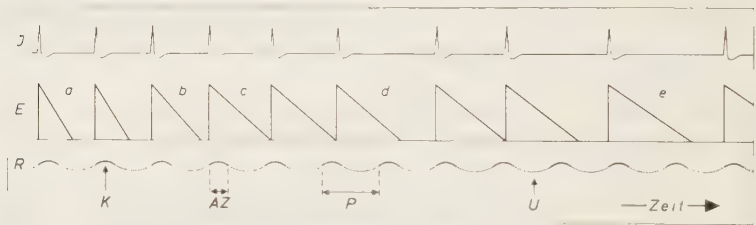


Abb. 30. Schema zur Hypothese der Impulsauslösung, abgeleitet aus den Erscheinungen bei Impulsausfällen. AZ Auslöse-Zeitspanne; E Erholungsvorgang der Impulsbildung; I Impulsfolge; K Knospe; P Periode des rhythmischen Generatorpotentials; R rhythmisches Generatorpotential; U unterschwelliger Bereich des rhythmischen Generatorpotentials. Näheres siehe Text

trag vom ganzzahligen Vielfachen des Normal-Intervalls abweichen. Es wird angenommen, daß der Impulsbildung ein Erholungsprozeß nachfolgt, nach dessen vollständigem Ablauf erst wieder ein neuer Impuls gebildet werden kann, vorausgesetzt, er wird durch ein Knospenpotential ausgelöst. Weiter ist davon auszugehen, daß die Knospenpotentiale über eine gewisse Zeit hin Impulse auslösen können, nämlich solange sie die Auslöseschwelle überschreiten (Auslöse-Zeitspanne). Unter Bedingungen, bei denen die Impulsbildung und der Erholungsprozeß stark beansprucht bzw. überfordert werden, wird von einem Knospenpotential dann kein Impuls mehr ausgelöst werden können, wenn der Erholungsprozeß erst nach der Auslöse-Zeitspanne abgeschlossen ist. Beim nächstfolgenden Knospenpotential wird nun wieder zu Beginn der Auslöse-Zeitspanne der Impuls ausgelöst. Das Lücken-Intervall hat demzufolge die Dauer von 2 Perioden des rhythmischen Generatorpotentials minus 1 Teil der Auslöse-Zeitspanne. Die einem Lücken-Intervall unmittelbar vorausgehenden „Normal“-Intervalle dagegen haben die Dauer von 1 Periode plus 1 Teil der Auslöse-Zeitspanne.

Abb. 30 erläutert diesen Vorgang schematisch. Die Periode (P) ist die Zeiteinheit des Grundrhythmus, bzw. der Abstand der Aufeinander-

folge der Auslöse-Zeitspannen (AZ). Bei a werden normale Intervalle gebildet, die in ihrer Dauer der Periode entsprechen. Bei b beginnt die Verlangsamung des Erholungsvorganges, die bei c soweit fortgeschritten ist, daß der nächste Impuls erst nach Beginn der Auslöse-Zeitspanne gebildet werden kann; infolgedessen ist das Intervall um einen Teil der AZ verlängert. Bei d fällt der erste Impuls aus, so daß eine Lücke entsteht, deren Intervall 2 Perioden, verkürzt um einen Teil der AZ, entspricht. Schließlich ist bei e der Erholungsprozeß so stark verlangsamt, daß nur noch bei jeder zweiten Knospe ein Impuls ausgelöst werden kann. Die Originalregistrierung der Abb. 28 zeigt das hier analysierte „aus dem Schritt geraten“ sehr deutlich.

Die oben begründete Ansicht, daß in den Knospenpotentialen ein rhythmischer Prozeß abläuft, der nicht durch die Impulsbildung (oder die nachfolgende Erholung) beeinflusst wird, findet hierdurch eine erneute Bestätigung. Einen entsprechenden Mechanismus der Musterbildung von Impulsen hat WILSON (1964b) an den zentralen Synapsen von Motoneuronen der Flugmuskeln bei Heuschrecken gefunden. (Siehe auch PABST und SCHWARTZKOPFF 1962, PABST 1964).

3. Vergleich mit ähnlichen Organen anderer Tiergruppen

Vergleicht man die Flügelrezeptoren der Heuschrecken mit Streckrezeptoren anderer Tiere (Muskelspindeln der Wirbeltiere, Streckrezeptoren der dekapoden Krebse, Streckrezeptoren der Insekten), so sind grundsätzliche Übereinstimmungen festzustellen.

In quantitativer Hinsicht ergeben sich beim Vergleich des Heuschreckenrezeptors mit dem tonischen Streckrezeptor vom Krebs, dem wohl am ausführlichsten untersuchten Organ dieser Art, folgende Unterschiede. Der Heuschreckenrezeptor arbeitet ganz allgemein schneller (höhere Spitzenfrequenzen, schnellerer Erregungsabfall und Erregungswiederkehr). Dementsprechend liegt auch die Dauer der einzelnen Impulse des Krebsrezeptors zwischen 2,5 ms (24°C) und 12 ms (4°C), die des Heuschreckenrezeptors (extrazellulär am Axon abgeleitet, Abb. 31) beträgt 0,6 bis 1,0 ms (22°C). Außerdem ist bei der Heuschrecke der Adaptationsumfang größer als beim Krebsrezeptor (BURKHARDT 1959). Nach Erreichen des konstanten Niveaus (nach Ende der zweiten Abfallphase) bei Dauerreiz liegen die Impulsfrequenzen beim Flügelrezeptor der Heuschrecke zwischen 10 und 20 Imp/s und damit in einem engeren Bereich als beim Krebs (0—25 Imp/s), d. h. das tonische Verhalten ist bei letzterem stärker ausgeprägt.

Grundsätzliche Unterschiede bestehen hinsichtlich der Anordnung im Körper zwischen den verschiedenen Rezeptoren (Abb. 32). Bei den Muskelspindeln der Wirbeltiere sind die sensiblen Strukturen in Serie mit einem Muskel angeordnet und stehen zusammen mit diesem parallel zu

einem anderen Muskelbündel. Diese drei Elemente als Ganzes sind in das Skelet eingespannt. Bei der Sehnenspindel der Wirbeltiere entfällt der Parallelmuskel. Der Krebsstreckrezeptor liegt parallel zu einem Muskel, der zwischen den Skeletteilen befestigt ist. Die Streckrezeptoren in der Körpermuskulatur der Orthopteren (SLIFER und FINLAYSON 1955) entsprechen in ihrer Anordnung den Krebsrezeptoren. Beim Flügelrezeptor

der Heuschrecke ist die Sinneszelle in ein muskelzell-freies Gewebe gelagert, das direkt mit dem Skelet in Verbindung steht.

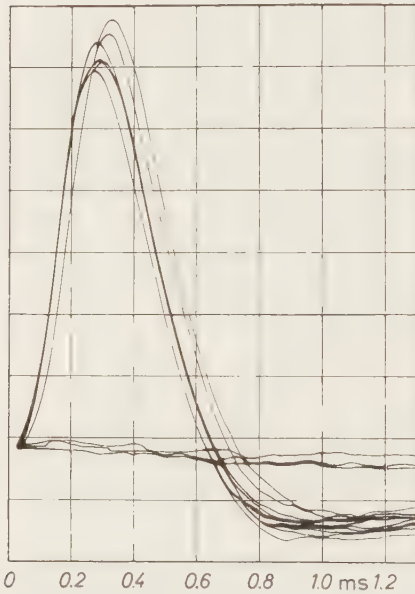


Abb. 31

Abb. 31. Zeitbedarf der extrazellulär am Axon abgeleiteten Impulse des Streckrezeptors (Wechselspannungsverstärkung; Zeitkonstante ca. 3 ms)

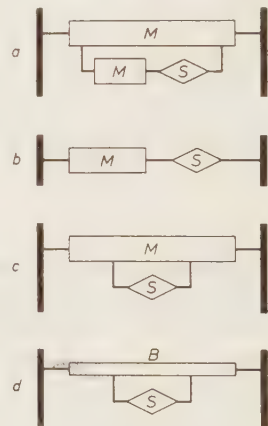


Abb. 32

Abb. 32. Schematischer Vergleich verschiedener Propriozeptoren. *a* Muskelspindel der Wirbeltiere; *b* Sehnenspindel der Wirbeltiere; *c* Streckrezeptor der dekapoden Krebse; *d* Flügelrezeptor der Wanderheuschrecke; *B* Bindegewebe; *M* Muskulatur; *S* sensible Struktur

Diese einfache Anordnung läßt das Flügel-Sinnesorgan als besonders günstiges Untersuchungsobjekt erscheinen, da die physikalischen Eigenschaften des Bindegewebes wesentlich weniger komplex sind, als die eines Muskels, der elastische, plastische und aktiv kontraktile Komponenten enthält. Darüber hinaus dürfte es auch grundsätzlich wichtig sein, einen anderen Typ der Zuordnung des Dehnungsrezeptors zur bewegten Struktur zu erforschen. Wenn der Rezeptor freigelegt und direkt gereizt werden soll, so eignet sich hierzu das im Metathorax gelegene Paar besser als das von mir untersuchte mesothorakale Paar, weil dort beide Enden des Rezeptors an Außenteilen des Skelets befestigt sind (siehe auch GETTRUP 1963a).

4. Biologische Bedeutung des Rezeptors

Der Wirkungsmechanismus der Streckrezeptoren bei der Flugsteuerung ist noch nicht eindeutig geklärt. Aus den Untersuchungen von WILSON und GETTRUP (1963) ergibt sich, daß Wanderheuschrecken nach Zerstörung der Rezeptoren an den vier Flügeln noch normal koordinierte Flugbewegungen ausführen können. Die Frequenz des Flügelschlages nimmt jedoch bis auf die Hälfte ab und wird unregelmäßiger. Außerdem fliegt das Tier nicht mehr spontan, sondern muß durch in die Luft Werfen zum Fliegen veranlaßt werden. Die wichtige Rolle dieser Sinnesorgane steht also außer Zweifel.

Obwohl die Impulse der Streckrezeptoren streng phasenabhängig zur Flügelbewegung gebildet werden, ist dies für die zentrale Auswertung offensichtlich nicht von entscheidender Bedeutung. Aus verschiedenen Versuchen ziehen WILSON und GETTRUP (1963) den Schluß, daß die Afferenz der Streckrezeptoren über mehrere Schlagzyklen hinweg die allgemeine Erregung des Flugzentrums stimuliert. Dies schließt nicht aus, daß durch die phasenabhängigen Impulse das Erregungsniveau des Flugzentrums periodisch angehoben wird (GETTRUP 1963b).

Bei „kraftlosem“ Flug treten größere Flügelamplituden auf als bei kräftigem (z. B. Steig-)Flug. Da mit steigender Flügelschlagamplitude zunehmend Impulse gebildet werden, erhält das Zentrum bei „kraftlosem“ Flug stärkere Afferenzen (WILSON und GETTRUP 1963). Es kann also ein Regelkreis mit negativer Rückkopplung angenommen werden.

Auch ein rein phasisch arbeitender Rezeptor würde die bei normalen Flugbewegungen auftretenden Afferenzen erzeugen können; es fragt sich, welche Funktionen die tonische Komponente zu erfüllen hat. Unter anderem erzeugt sie die stets vorhandene Ruhelagefrequenz, der vermutlich auch eine Bedeutung für das Flugzentrum zuzuschreiben ist.

Beim Segelflug der Heuschrecken, der gelegentlich im Laboratorium beobachtet wurde, über dessen Bedeutung beim Wanderflug aber nichts bekannt ist, dürfte die dem nervösen Flugzentrum zufließende Afferenz in ihrer Summe etwa der bei normalem aktivem Flug entsprechen. Dies ergibt sich einerseits aus einer Extrapolation der Versuche mit sinusförmiger Auslenkung zu Grenzfrequenz 0 (S. 523 ff.). Andererseits läßt sich dies auch aus den Versuchen mit Dauerreiz ableiten. Bei normalem aktivem Flug werden pro Flügelschlag durchschnittlich 2 Impulse gebildet, d. h. 17×2 Impulse pro Sekunde erreichen das Zentrum. Wird für einen Segelflug von mehreren Sekunden Dauer eine Flügelstellung von $+10^\circ$ bis $+20^\circ$ angenommen, so entspricht dies einer Frequenz zwischen 20 und 40 Imp/s.

Keinesfalls darf unterstellt werden, daß das Flugzentrum beim Segelflug inaktiv sei, vielmehr müssen die Flugmuskeln differenzierte Steuerbewegungen der Flügel bewirken. Ob die Sinnesorgane außer der

allgemeinen Stimulierung des Zentrums in diesem Falle auch die eingenommene Flügelhöhe signalisieren, kann höchstens vermutet werden.

Zusammenfassung

1. Die Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* besitzt an jedem Flügelgelenk innerhalb des Thorax einen Streckrezeptor, der auf Lage und Lageänderung des Flügels anspricht.

2. Es wurde eine Reizapparatur entwickelt, mit der ein Vorderflügel in einem der normalen Flugbewegung entsprechenden Bereich passiv verstellt werden kann. Das zugehörige mesothorakale Sinnesorgan läßt sich so durch Flügelauslenkung mit sehr verschiedenartigem Zeitverlauf reizen.

3. Die am Axon des Rezeptors abgeleiteten Nervenimpulse werden verstärkt und direkt, oder über eine zwischengeschaltete Tonband-Speicherung, auf dem Oszillographenschirm abgebildet. Ein besonderes Verfahren der photographischen Weiterverarbeitung gestattet, direkte Diagramme der Impulsintervalle als Funktion der Versuchsdauer zu gewinnen. Diese können unter erheblicher Arbeitsersparnis bei großer Genauigkeit zu fertigen Kurvendarstellungen verarbeitet werden.

4. In der Ruhelage des Flügels zeigt der Rezeptor Dauerentladungen von durchschnittlich 7,6 Imp/s (22°C). Die Erregung des Rezeptors unter Dauerbedingungen ist von der Höhe der Flügelauslenkung abhängig und liegt im Bereich von 10–20 Imp/s.

5. Bei Flügelauslenkungen mit trapezförmigem Zeitverlauf erreicht die Erregung des Rezeptors bei Beginn des Trapezplateaus ein Maximum (Erregungsspitze). Anschließend fällt sie zunächst rasch (1. Abfallphase), dann langsamer ab (2. Abfallphase) und erreicht schließlich ein gleichbleibendes Niveau. Nach Reizende tritt eine Ruheperiode ein, nach der die Erregung in asymptotischem Verlauf wiederkehrt. Die Abhängigkeit der einzelnen Abschnitte des Erregungsverlaufes von den Parametern des Reizes wird beschrieben. Die Änderungen der Erregungshöhe bei konstantem Reiz werden analysiert. Die 2. Phase des Erregungsabfalles wird als Ausdruck der Adaptation (BURKHARDT 1960) erkannt.

6. Bei Auslenkung des Flügels mit sinusförmigem Verlauf folgt die Erregung der Reizform nur bei niederen Frequenzen. Höhere Frequenzen lösen allein im Gipfelbereich des Sinusreizes Impulse aus. Bei konstanter Schwingungsamplitude ist die mittlere Impulsfrequenz von der Reizfrequenz unabhängig.

7. Aus Impulsfolgen, deren regelmäßige Sequenz durch Ausfälle unterbrochen ist, werden Rückschlüsse auf den Mechanismus der Impulsauslösung gezogen. Eine Hypothese für die beobachteten Erscheinungen wird diskutiert.

8. In einem Vergleich mit ähnlichen Sinnesorganen anderer Tiergruppen werden die besonderen Eigenschaften des Objektes dieser Untersuchung herausgestellt.

Summary

1. There is one stretch receptor at each wing joint within the thorax of the desert locust (*Locusta migratoria*). These receptors respond to position and movement of the wing.

2. An apparatus was designed whereby the fore-wing could be moved within a range similar to that of normal flight. The corresponding mesothoracic sense organ could thus be stimulated by wing movements of a great variety of time patterns.

3. Action potentials from the axon of the receptor neuron were amplified and displayed on an oscilloscope either directly or through a tape recorder. A special photographic processing method was developed, so that diagrams of spike intervals as a function of time could be directly obtained. These photographic diagrams could be transferred into complete graphs with a minimum of labour and a maximum of accuracy.

4. When the wing is in the resting position, the receptor shows permanent activity at an average of 7.6 pulses/s (22°C). The activity of the receptor, under constant conditions, depends upon the position of the wing, and lies in a range of 10 to 20 pulses/s.

5. If the wing is displaced following a trapeziform time course, the excitation of the receptor will reach a maximum at the beginning of the stimulus plateau (peak excitation). Subsequently the excitation decreases quickly (1st period of decrease), then slowly (2nd period of decrease) until it finally reaches a constant level. Stimulation is followed by a silent period, after which excitation returns asymptotically. The mode of the different periods of excitation was described as a function of the stimulus parameters. The changes in the level of excitation under constant stimulation were analysed. The 2nd period of decrease was shown to be equivalent to the term "adaptation" as defined by BURKHARDT (1960).

6. If the wing is displaced sinusoidally, the excitation follows the stimulus mode only at lower frequencies. Higher stimulus frequencies elicit potentials only at the highest wing positions. The average pulse frequency does not depend upon the stimulus frequency if the amplitude of displacement is constant.

7. Regular series of action potentials interrupted by gaps led to conclusions as to the mechanism of action potential triggering. A hypothesis covering the observed phenomena is discussed.

8. The special properties of the receptor described in this paper are compared with similar sense organs in other groups of the animal kingdom.

Literatur

- ALBRECHT, F. O.: The anatomy of the migratory locust. 118 p. University of London: Athlone Press 1953.
- ALEXANDROWICZ, J. S.: Muscle receptor organs in the abdomen of *Homarus vulgaris* and *Palinurus vulgaris*. Quart. J. micr. Sci. **92**: 163—199 (1951).
- BURKHARDT, D.: Die Erregungsvorgänge sensibler Ganglienzellen in Abhängigkeit von der Temperatur. Biol. Zbl. **78**, 22—62 (1959).
- Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane. Ergebn. Biol. **22**, 226—267 (1960).
- Allgemeine Sinnesphysiologie und Elektrophysiologie der Rezeptoren. Fortschr. Zool. **13**, 146—189 (1961).
- EWER, D. W.: The anatomy of the nervous system of the tree locust, *Acanthacris ruficornis* (Fab.). I. Adult metathorax. Ann. Natal Mus. **12**, 367—381 (1953).
- The anatomy of the nervous system of the tree locust, *Acanthacris ruficornis*. II. The adult mesothorax. J. Entomol. Soc. S. Afr. **17**, 27—37 (1954).
- FINLAYSON, L. H., and O. LOWENSTEIN: A proprioceptor in the body musculature of Lepidoptera. Nature (Lond.) **176**, 1031 (1955).
- The structure and function of abdominal stretch receptors in insects. Proc. roy. Soc. B. **148**, 433—449 (1958).
- FLOREY, E.: Untersuchungen über die Impuls-Entstehung in den Streckrezeptoren des Flußkrebse. Z. Naturforsch. **10b**, 591—597 (1955).
- Adaptationserscheinungen in den sensiblen Neuronen der Streckrezeptoren des Flußkrebse. Z. Naturforsch. **11b**, 504—513 (1956).
- GETTRUP, E.: Thoracic proprioceptors in the flight system of locusts. Nature (Lond.) **193**, 498—499 (1962).
- Phasic stimulation of a thoracic stretch receptor in locusts. J. exp. Biol. **40**, 323—333 (1963a).
- Information carried by single impulses from an unicellular stretch receptor. Acta physiol. scand. **59**, Suppl. 213, 46—47 (1963b).
- , and D. M. WILSON: The lift-control reaction of flying locust. J. exp. Biol. **41**, 183—190 (1964).
- GUTHRIE, D. M.: Observations on the nervous system of the flight apparatus in the locust *Schistocerca gregaria*. Quart. J. micr. Sci. **105**, 183—201 (1964).
- JENSEN, M.: Biology and physics of locust flight. III. The aerodynamics of locust flight. Phil. Trans. B **239**, 511—552 (1956).
- LOWENSTEIN, O., and L. H. FINLAYSON: The response of the abdominal stretch receptor of an insect to phasic stimulation. Comp. Biochem. Physiol. **1**, 56—61 (1960).
- PABST, H.: Diskussionsbeitrag zur Rhythmusbildung der Aktionspotentiale in Sinneszellen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **281**, 67 (1964).
- , u. J. SCHWARTZKOPFF: Zur Leistung der Flügelgelenk-Rezeptoren von *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **45**, 396—404 (1962).
- SLIFER, E. H., and L. H. FINLAYSON: Muscle receptor organs in grasshoppers and locusts (Orthoptera, Acrididae). Quart. J. micr. Sci. **97**, 617—620 (1956).
- WEIS-FOGEL, T.: An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. Nature (Lond.) **164**, 873 (1949).
- Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). Phil. Trans. B **239**, 459—510 (1956a).
- Biology and physics of locust flight. IV. Notes on sensory mechanism in locust flight. Phil. Trans. B **239**, 553—584 (1956b).
- A rubber-like protein in insect cuticle. J. exp. Biol. **37**, 889—907 (1960).

- WEIS-FOGH, T.: Thermodynamic properties of resilin, a rubber-like protein. *J. molec. Biol.* **3**, 520—531 (1961a).
- Molecular interpretation of the elasticity of resilin, a rubber-like protein. *J. molec. Biol.* **3**, 648—667 (1961b).
- , and M. JENSEN: Biology and physics of locust flight. I. Basic principles in insect flight. A critical review. *Phil. Trans. B* **239**, 415—458 (1956).
- WILSON, D. M.: The central nervous control of flight in a locust. *J. exp. Biol.* **38**, 471—490 (1961).
- The origin of the flight-motor command in grasshoppers. In: *Neural theory and modeling* (ed. R. F. REISS), p. 331—345. Stanford: University Press 1964a.
- Relative refractoriness and patterned discharge of locust flight motor neurons. *J. exp. Biol.* **41**, 191—205 (1964b).
- , and E. GETTRUP: A stretch reflex controlling wing beat frequency in grasshoppers. *J. exp. Biol.* **40**, 171—185 (1963).

HERBERT PABST

Lehrstuhl für Zoologie der Universität
74 Tübingen, Beim Kupferhammer 8

Lebenslauf

Als dritter Sohn des Diplom-Ingenieurs ARTUR PABST, Oberregierungs-
baurat a.D., und seiner Ehefrau HERMA, geb. KORBACHER wurde ich,
HERBERT PABST, am 5. Oktober 1934 in Ingolstadt/Donau geboren. Im
Jahre 1935 zogen wir anlässlich der Versetzung meines Vaters nach
Berlin. 1941 wurde ich in Berlin-Steglitz eingeschult. Nach der Eva-
kuierung Berlins, im Juli 1943, wohnte meine Mutter mit uns drei Söhnen
ein Jahr in Engelsbach/Thüringen und anschließend bis 1947 in Coswig
bei Dresden. 1947 erhielten wir die Zuzugsgenehmigung nach Brannenburg/
Inn, wo mein Vater nach schwerer Verletzung und Lazarettauf-
enthalt eine Anstellung gefunden hatte. Im September 1948 trat ich
in die dritte Klasse des Humanistischen Gymnasiums in Rosenheim ein,
das ich bis zum Abitur 1954 besuchte. Im WS 1954/55 nahm ich in
München das Studium der Zoologie, Botanik, Chemie und Geographie
auf. Meine Dissertation begann ich 1959 bei Prof. Dr. J. SCHWARTZKOPFF
im Zoologischen Institut der Universität München (Direktor Prof. Dr.
H. AUTRUM). 1963 folgte ich Prof. SCHWARTZKOPFF nach Tübingen und
übernahm die Verwaltung einer Assistentenstelle am Lehrstuhl für
Zoologie.

Meine akademischen Lehrer im Fach Zoologie waren die Herren
Professoren und Dozenten H. AUTRUM, R. BEUTLER, D. BURKHARDT,
M. v. DEHN, K. v. FRISCH, W. HELLMICH, E. v. HOLST, W. JACOBS,
A. KAESTNER, H. KAHMANN, P. KARLSON, H. LANGER, M. LINDAUER,
K. LORENZ, D. SCHNEIDER, J. SCHWARTZKOPFF.

